574.0695
S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. Juni 1966 Nr. 154

SMITHSONIAN
MAY 18 1967
LIBRARIES

Conopidae im Baltischen Bernstein
(Diptera; Cyclorrhapha)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 27 Abbildungen

Die Conopidae sind — ganz abgesehen von ihrer eigenartigen Morphologie und Lebensweise — eine besonders interessante Gruppe, weil sie nach Ansicht verschiedener Autoren der Gesamtheit aller übrigen Schizophora als Schwestergruppe gegenüberstehen. Dazu ist allerdings zu bedenken, daß in die „Familie Conopidae" bis in die allerjüngste Zeit die Stylogastridae eingeschlossen wurden. Enderlein (1936) verwendet für die beiden Schwestergruppen die Namen Archischiza (mit der einzigen Familie Conopidae) und Muscaria (alle übrigen Schizophora). Séguy (1951 in Grassé) nennt sie, weniger glücklich, Conopoidea und Muscoidea. Auch Hendel (1936/37 in Kükenthal-Krumbach) und Rohdendorf (1964) vertreten die Annahme, daß zwischen den beiden Gruppen ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Rohdendorf bringt das in seiner Stammbaumzeichnung (p. 265, Fig. 85) und Hendel mit Worten (p. 1876) zum Ausdruck: „Die sonst spezialisierten Conopiden zweigen danach v o r der Gabelung der Schizophoren in Acalyptratae und Calyptratae ab ..." In ihren Systemen lassen beide Autoren ihre Überzeugung allerdings nicht erkennen; denn beide sind Anhänger einer typologischen Systematik: Ihre Systeme sind keine genauen Darstellungen der von ihnen angenommenen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen.

Mit der Frage, ob die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Archischiza und den Muscaria (bzw. Conopoidea und Muscoidea im Sinne von Séguy) berechtigt ist, habe ich mich früher (1958) auseinandergesetzt mit dem auch heute noch gültigen Ergebnis, daß man „trotz der noch durchaus unzulänglichen Begründung das Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Conopidae und den ‚übrigen Schizophora' doch wohl für wahrscheinlich halten" muß.

Sollte sich das bestätigen, dann hätten wir bei den Schizophora also 2 Schwestergruppen, von denen die eine (Archischiza) nur rund 650—700, die andere (Muscaria) aber rund 27 000 Arten (beides nach den Angaben nach Rohdendorf 1964) umfaßt. Ähnliche Fälle sind nicht selten (man denke nur an die Acrania—Craniota, die Agnatha—Gnathostomata usw.), aber in jedem Falle tritt die Frage auf, wodurch der so verschiedene Umfang der beiden Gruppen erklärt werden kann: Hat sich die artenarme Gruppe (in unserem Falle: Archischiza) von Anfang an in viel geringerem Tempo entfaltet als ihre heute artenreiche Schwestergruppe (in unserem Falle: Muscaria), oder war das Tempo der Artspaltung (Speziation) ursprünglich gleich und hat es dann für eine der beiden Gruppen eine Katastrophe (oder auch mehrere Katastrophen) gegeben, so daß wir heute nur noch spärliche Trümmer dieser Gruppe vor uns haben? Gehören die heutigen Arten der Archischiza mehreren Teilgruppen an, die, je für sich genommen, genauso alt sind wie die ältesten Teilgruppen (z. B. Familien oder Überfamilien) der Muscaria, oder gehören sie alle nur einem einzigen überlebenden Teilzweige an, der erst in neuerer Zeit wieder zu stärkerer Entfaltung gekommen ist?

Um diese Fragen beantworten zu können, müßte man zunächst die monophyletischen Teilgruppen der Archischiza kennen. Dann erst könnte man, mit Hilfe von etwaigen Fossilienfunden und durch Analyse der geographischen Verbreitung, unter-

suchen, wie alt diese sind. Leider gehören die Archischiza zu denjenigen Dipterengruppen, deren System noch weitgehend formalistisch-typologisch begründet ist. Inwieweit dieses System die tatsächlichen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Arten zum Ausdruck bringt, muß erst noch untersucht werden. Das stößt auf große Schwierigkeiten, weil dazu die genauere Untersuchung von Gattungen und Arten aus verschiedenen tiergeographischen Regionen nötig wäre, die in den meisten Sammlungen nur spärlich oder überhaupt nicht vertreten sind.

Die meisten Autoren nehmen, wie schon gesagt, nur eine Familie, Conopidae, an. Meist werden in dieser (Hendel 1936/37 in Kükenthal-Krumbach, Kröber, z. B. 1939/40) 4 oder 5 Unterfamilien unterschieden: Conopinae, Stylogasterinae, Dalmanniinae, Myopinae und eventuell Zodioninae. Rohdendorf (1964, p. 104) errichtete für die Gattung *Stylogaster* eine eigene Familie, Stylogastridae. Es ist möglich, daß zwischen diesen Stylogastridae und den übrigen Archischiza (Conopidae im Sinne von Rohdendorf) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Ich werde daher im folgenden von den Stylogastridae und Conopidae im Sinne von Rohdendorf sprechen, ohne mich zunächst auf die Frage nach der Berechtigung des Familienranges dieser beiden Gruppen einzulassen.

Bei den Conopidae in diesem engeren Sinne erkennt Zimina (1960) nur 2 Teilgruppen (Unterfamilien) an: Myopinae (einschließlich der Zodioninae und Dalmanniinae anderer Autoren) und Conopinae. Es ist möglich, daß beide Unterfamilien als monophyletische Gruppen gut begründet sind und damit ebenfalls in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen.

Die Unterscheidung der beiden Unterfamilien stimmt auch, wenn man von der Gattung *Stylogaster* absieht, mit derjenigen überein, die Handlirsch (1921 in Schröder) für die Einordnung der wenigen bekannten Fossilien verwendet. Handlirsch nennt bei den Conopinae nur die Gattung *Conops* aus dem Kopal, der uns hier wegen seines geringen Alters nicht weiter zu beschäftigen braucht, und bei den Myopinae die Gattungen *Poliomyia* und *Palaeomyopa*. *Poliomyia recta* wurde von Scudder aus dem Eocän des Green River, Wyoming (Nordamerika), beschrieben. Die beiden Abbildungen (Scudder 1890, Taf. 9, Fig. 20 und 21) lassen nur erkennen, daß die Art, nach der allgemeinen Körperform und dem Flügelgeäder zu urteilen, vielleicht wirklich zu den Conopidae gehören könnte. Auf keinen Fall begründen läßt sich die Einordnung in die Unterfamilie Myopinae. Nach den spärlichen erkennbaren Merkmalen könnte *Poliomyia* ebensogut in die Stammgruppe der Archischiza gehören, aus der sowohl die Stylogastridae wie die Conopidae hervorgegangen sind. Da die erkennbaren Merkmale von *Poliomyia* deren Zugehörigkeit zu den Conopidae nicht mit Sicherheit beweisen, die Existenz der Archischiza, wenn sie wirklich die Schwestergruppe der Muscaria sind, im Eocän aber ohnehin mit Sicherheit angenommen werden muß, ist der Fund praktisch bedeutungslos.

Die zweite von Handlirsch erwähnte Gattung, *Palaeomyopa,* wurde von Meunier (1899) aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Schon vor ihm hatte Loew (1850) kurz über den Fund einer ihm neu erscheinenden Gattung aus der „Familie Myopina" berichtet, ohne ihr einen Namen zu geben. Auch Meunier beschrieb das ihm vorliegende Exemplar nur kurz und gab ihm zunächst nur einen Gattungs- *(Palaeomyopa)*, aber keinen Artnamen. Später (1912) gab er auch der Art einen Namen *(tertiaria)*. In einer weiteren Arbeit beschreibt Meunier (1916) eine 2. Art unter dem Namen *„Palaeosicus loewi"*, die von Handlirsch übersehen wurde.

Der Typus von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier ist leider verschollen, der von *Palaeosicus loewi* Meunier aber befindet sich noch in der Königsberger Bernsteinsammlung. Außer ihm liegen mir noch zwei weitere, unbenannte Exemplare aus dem British Museum vor. Sie stammen aus der Sammlung Loew's und sind möglicherweise die Exemplare, auf denen die Angaben dieses Autors über das Vorkommen von Conopidae

im Baltischen Bernstein beruhen. Beide Exemplare stimmen bis auf geringfügige Unterschiede im Flügelgeäder, die sich wahrscheinlich im Rahmen der individuellen Variabilität einer Art halten, miteinander und mit dem Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier überein. Ich vermute, daß diese Art mit *Palaeomyopa tertiaria* Meunier identisch ist. Danach wären also alle bisher aus dem Baltischen Bernstein bekannt gewordenen Conopidae mit diesem Namen zu bezeichnen (genaueres siehe unten S. 21—22).

Die systematische Stellung von *Palaeomyopa tertiaria* läßt sich am besten in Verbindung mit einer Besprechung der Merkmale erörtern, die für die verschiedenen Teilgruppen der Archischiza charakteristisch zu sein scheinen.

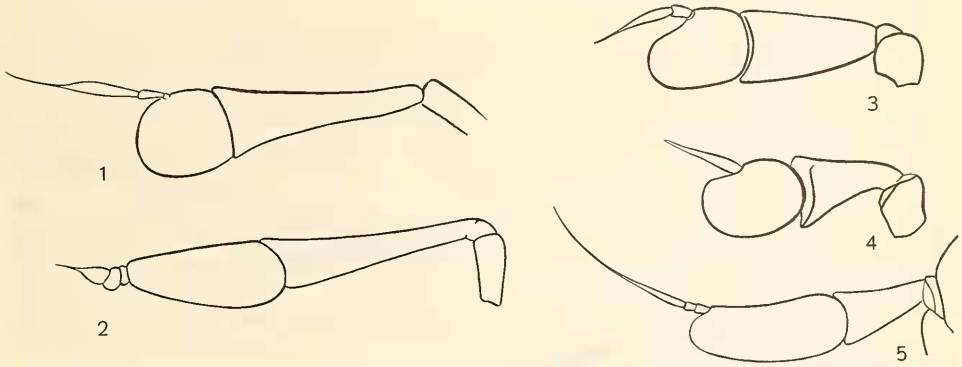

Abb. 1—5. Fühler von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (1), *Brachyglossum capitatum* Loew (2), *Myopa curtirostris* Kröber (3), *Zodion cinereum* Fabr. (4) und *Stylogaster leonum* Westwood (5).

1. Fühler

Bei den Conopinae sind die Fühler verlängert (Abb. 2). Die Fühlerborste steht stets als „Endgriffel" an der Spitze des verlängerten 3. Fühlergliedes. Das ist zweifellos ein abgeleitetes Merkmal, das zur Begründung der Annahme von der Monophylie der Conopinae dienen kann. Relativ ursprünglich ist aber das Vorhandensein von 3 deutlichen Gliedern der Fühlerborste (am deutlichsten und ursprünglichsten wohl bei *Neobrachyglossum:* Taf. B, Fig. 2, bei Kröber 1925, in Lindner). Ob die Kürze der Fühler bei der *Brachyceraea*-Gruppe (sensu Kröber) ursprünglich oder, wie ich annehmen möchte, sekundär ist, wäre zu untersuchen.

Bei den Myopinae (Abb. 3—4) scheinen die Fühler wegen ihrer Kürze, wegen der „normaleren" Form des 3. Gliedes und wegen der dorsalen Stellung der Fühlerborste auf den ersten Blick ursprünglicher zu sein als bei den Conopinae. Aber die Fühlerborste ist sehr kurz. Sie besitzt anscheinend niemals mehr als 2 deutliche Glieder (Kröber 1939, p. 362): Das 1. Glied ist stark reduziert und anscheinend niemals vollkommen deutlich erkennbar. Auch das sind abgeleitete Merkmale, die ihrerseits für die Monophylie der Myopinae sprechen. Nach der Form des Kopfes und der Fühlergruben möchte ich annehmen, daß auch die Kürze der Fühler bei den Myopinae kein ursprüngliches, sondern ein abgeleitetes Merkmal ist. Sie dürfte sekundär, durch die Verkürzung ursprünglich längerer Fühler, entstanden sein.

Bei den Stylogastridae zeigen die Fühler wahrscheinlich die ursprünglichste Ausbildung unter allen rezenten Archischiza. Das gilt insbesondere für die deutliche Dreigliedrigkeit und für die Länge der Fühlerborste (Abb. 5). Abgeleitet sind wahrscheinlich die Länge des 3. Fühlergliedes und die subapikale Stellung der Fühlerborste. An eine Synapomorphie mit den Conopinae darf man bei diesen Merkmalen aber wohl nicht denken, weil u. a. der Bau des Rüssels gegen eine nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen spricht.

Bei *Palaeomyopa tertiaria* sind die Fühler (Abb. 1) anscheinend noch ursprünglicher als bei allen rezenten Archischiza. Das 3. Fühlerglied ist kurz. Die Fühlerborste ist in dorsaler Stellung; sie besitzt 3 deutliche Glieder. Das 3. Glied ist, bis auf einen kurzen Endabschnitt, zwar verbreitert, aber verhältnismäßig sehr lang. Nur die Verlängerung des 2. Fühlergliedes, und damit die Länge der Fühler im ganzen, entspricht einem abgeleiteten Grundplanmerkmal der Gruppe Archischiza. Die Übereinstimmung der Fühler aller vorliegenden Exemplare mit beiden Abbildungen Meunier's (1899 und 1916) ist einer der Gründe, die dafür sprechen, daß diesem Autor die gleiche Art vorlag, obwohl er sie unter zwei verschiedenen Gattungs- und Artnamen beschrieb.

2. Praefrons und Fühlergruben

Die Conopinae besitzen (mit einer Ausnahme: *Tropidomyia;* siehe unten) deutliche Fühlergruben, die durch einen schmalen und scharfen Kiel getrennt sind. Außerdem ist der obere Teil der Praefrons, vor der Bogennaht, stark entwickelt, so daß die Fühler auf einem unpaaren Sockel stehen. Die Schenkel der Bogennaht, zu beiden Seiten dieses Sockels, sind kurz. Nach dem mir vorliegenden Material will mir scheinen, als könne man von diesen Verhältnissen aus, die dem Grundplan der Unterfamilie entsprechen dürften, eine deutliche Weiterentwicklung beobachten: Bei einigen abgeleiteten Conopinae (Abb. 9) ist der obere Teil der Praefrons zurückgebogen. Der Fühlersockel ist daher kurz, und das erste Fühlerglied ist infolgedessen mehr nach oben gerichtet. Hervorgerufen wurde diese Veränderung möglicherweise durch die Verlängerung des Rüssels, der dadurch mit den langen Fühlern in störenden Konflikt geriet und diese zum Ausweichen zwang.

Bei den Myopinae ist das „Untergesicht nie gekielt" (Kröber 1939, p. 362). Der obere Teil der Praefrons (des „Untergesichtes") bildet eine einheitliche, ziemlich tiefe Fühlergrube, die in der Mittellinie aber doch oft einen schwachen Kiel besitzt. Die Fühler sind, wie oben bereits erwähnt, verhältnismäßig kurz. Ein unpaarer, von der oberen Praefrons gebildeter Fühlersockel ist nicht vorhanden. Meiner Ansicht nach sind das abgeleitete Merkmale, die vielleicht ebenfalls mit einer Verlängerung des Rüssels, die aber in anderer Weise erfolgte als bei den Conopinae, zusammenhängt: Die Fühler wurden hier verkürzt, so daß auch die Fühlergruben, unter Rückbildung des sie trennenden Kieles, verkürzt werden konnten. Der ganze Kopf (Abb. 7) erscheint bei den Myopinae „aufgeblasen" (Loew 1850), die Backen sind stark verbreitert, und die Augen erscheinen, zum Teil deshalb, kleiner als bei den Conopinae. Das Fehlen des Fühlersockels hängt vielleicht ebenfalls mit diesen Veränderungen zusammen: Er wurde durch die Verkürzung der Fühler überflüssig und zurückgebildet.

Für diese Deutung sprechen die Merkmale von *Palaeomyopa* (Abb. 24 B). Hier sind lange Fühler vorhanden, für deren Ursprünglichkeit (bezogen auf den Grundplan der Conopidae), wie oben gesagt, Ausbildung und Stellung der Fühlerborste sprechen und die auf einem ausgeprägten Fühlersockel stehen. Fühlergruben sind nicht vorhanden. Die Praefrons hat in der Mittellinie einen ausgeprägten Kiel, von dem aus sie nach beiden Seiten, wie von einem Dachfirst, bis zu den Augenrändern ziemlich gleichmäßig abfällt (Abb. 24 A). Diese Ausbildung der Praefrons besitzen unter den rezenten Archischiza nur die Stylogastridae. Allerdings fehlt diesen der bei *Palaeomyopa* vorhandene Fühlersockel. Die Übereinstimmungen zwischen *Palaeomyopa* und den Stylogastridae beruhen wahrscheinlich auf Symplesiomorphie. Wie das im einzelnen zu verstehen ist, soll aber erst nach der Besprechung des Rüssels gezeigt werden.

Zunächst muß aber noch auf die Gattung *Tropidomyia* hingewiesen werden, die zu den Conopinae gehört und nach Kröber (1925) in dieser Unterfamilie die „einzige Gattung mit hochgekieltem, grubenlosem Untergesicht" ist.

Ich verdanke Herrn Dr. S. Camras, Chicago, ein Exemplar von *Tropidomyia bimaculata* (Brasilien). Hier fällt das „Untergesicht" keineswegs von der Mittellinie

nach beiden Seiten hin gleichmäßig ab. Vielmehr ist in der Mitte wie bei anderen Conopinae ein scharfer, erhabener Kiel vorhanden, neben dem unten zu beiden Seiten auch ganz flache Gruben liegen, die sich nach oben hin in ganz flache Rinnen zu beiden Seiten des scharf begrenzten Mittelkieles fortsetzen. Ich glaube daher sicher, daß die Fühlergruben hier sekundär reduziert sind und daß *Tropidomyia* in der Bildung des „Untergesichts" keineswegs unmittelbar an *Palaeomyopa* und die Stylogastridae anzuschließen ist.

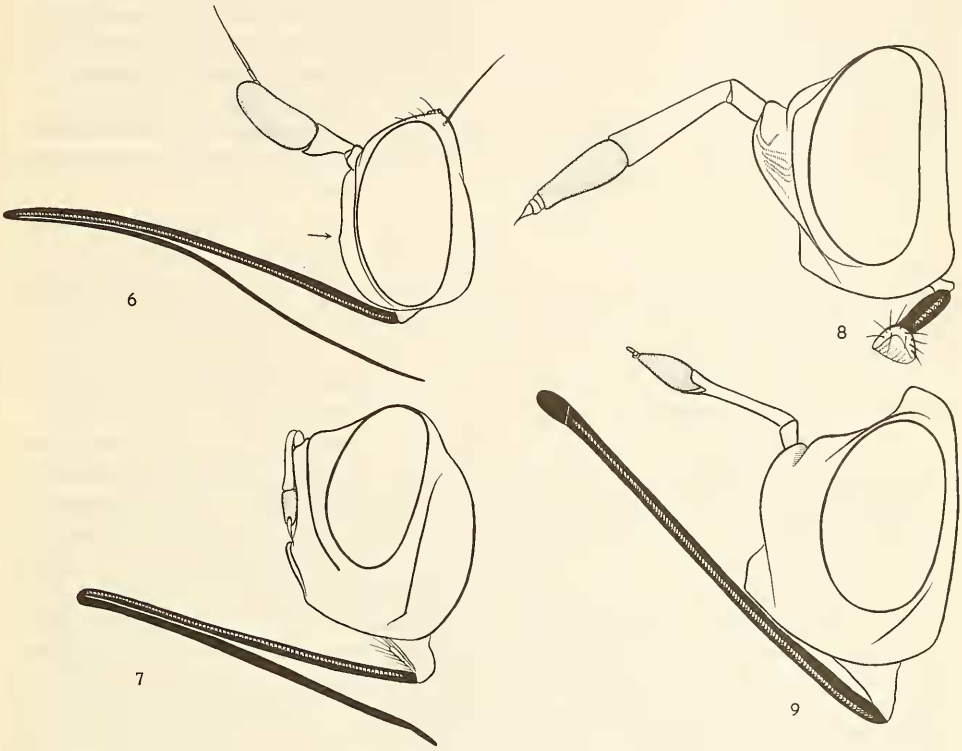

Abb. 6—9. Kopfprofil von *Stylogaster leonum* Westwood (6), *Dalmannia aculeata* L. (7), *Brachyglossum coronatum* Rond. (8) und *Physocephala* spec. (nahe *vittata* Fabr. ?). Beachte die Beziehung zwischen Länge des Rüssels und Länge und Stellung der Fühler.

3. Rüssel

Der Rüssel ist bei allen rezenten Archischiza mehr oder weniger verlängert, bei den verschiedenen Teilgruppen allerdings in verschiedener Weise:

Bei den Conopinae sind nur der Mundkegel und der Unterlippenbulbus (nach der Terminologie von Frey 1921), nicht aber die Labellen verlängert. Der Rüssel gilt bei dieser Gruppe in systematischen Beschreibungen daher als „nur an der Basis gekniet" (Abb. 9). Besonders kurz ist der Unterlippenbulbus bei der Gattung *Brachyglossum* (und einigen von ihr abgespaltenen Splittergattungen; Abb. 8). Aber auch hier (*Br. coronatum* Rond.) „ist der Mundkegel ebenso stark wie bei *Conops* verlängert" (Frey 1921).

Bei den Myopinae ist der Unterlippenbulbus anscheinend immer beträchtlich verlängert. Darüber hinaus aber sind auch die Labellen stark verlängert und nach hinten geschlagen. Der Rüssel gilt daher bei den Myopinae als „an der Basis und in der Mitte gekniet" (Abb. 7). Eine Ausnahme bildet nur die Gattung *Zodion*. Hier ist zwar der Unterlippenbulbus ebenfalls stark verlängert, aber die Labellen sind kurz und nicht

zurückgeschlagen. Infolgedessen stimmt der Rüssel, mindestens äußerlich, mehr mit dem der Conopinae überein. In den übrigen abgeleiteten Merkmalen des Kopfes (Fühler, Praefrons, Breite der Backen usw.) stimmt *Zodion* dagegen mit den Myopinae überein. Ich glaube daher in Übereinstimmung mit Kröber (1939) und Zimina (1960), daß *Zodion* zu den Myopinae gehört. Der Bau des Rüssels dürfte, im Vergleich mit den übrigen Gattungen dieser Unterfamilie, verhältnismäßig ursprünglich sein. Dafür spricht auch die Tatsache, daß nach Frey (1921) bei *Zodion* die „Maxillen ungewöhnlich ursprünglich gebaut" sind. Die Galeae haben nach Frey „eine so gute Ausbildung" (offenbar ist gemeint, daß sie so ursprünglich gebaut sind), wie sie sonst „nur bei den Orthorrhaphen wiederzufinden ist". Es ist also möglich, daß zwischen *Zodion* („Tribus Zodionini", zu der außer *Zodion* wohl auch die neotropische Gattung *Neozodion* gehört) und den übrigen Myopinae („Tribus Myopini" = Dalmanniini + Sicini + Myopini sensu Zimina) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Außer im Bau des Rüssels wären die Zodionini dann auch in gewissen Merkmalen des Flügelgeäders (siehe unten) ursprünglicher als die übrigen Myopinae.

Bei den Stylogastridae sind die Labellen ebenfalls stark verlängert und zurückgeschlagen (Abb. 6). Der Rüssel gleicht dadurch wenigstens äußerlich dem der Myopini (im oben angegebenen Sinne). Das muß aber wohl auf Konvergenz beruhen, denn die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Stylogastridae und den Myopini würde für andere Merkmale auf große Schwierigkeiten stoßen.

Inwieweit in der Ausbildung der Palpen Grundplanunterschiede zwischen den Teilgruppen der Archischiza bestehen, läßt sich noch nicht klar erkennen.

Palaeomyopa scheint in der Ausbildung des Rüssels ursprünglicher zu sein als alle rezenten Archischiza. Schon Loew (1850) beschreibt bei der von ihm erwähnten Art „einen kurzen, dicken Rüssel", und Meunier (1899) gibt von seinem Exemplar an: „La pipette, qui est peu visible, parait indiquer qu'elle devait être d'une longueur inférieure à celle des *Sicus*. On sait que parmi les Conopaires paléarctiques ce sont les *Sicus* qui ont la pipette la plus courte." Der Vergleich mit „*Sicus*" muß allerdings auf einem Irrtum beruhen; denn *Sicus* hat, wie andere Myopini, einen sehr langen „zweimal geknieten" Rüssel. Bei den vorliegenden Exemplaren ist die Region des Rüssels, wie bei den meisten anderen Bernsteineinschlüssen, leider nur schwer zu erkennen, so daß sich auch keine genaue Zeichnung anfertigen läßt. Aber soviel ist doch zu erkennen, daß Loew's Angabe von einem „kurzen, dicken Rüssel" durchaus auch hier zutrifft. Der Unterlippenbulbus ist keinesfalls verlängert, sondern eher breit. Auch die Labellen sind kurz (Abb. 26 A). Die Ausbildung des Rüssels dürfte kaum von derjenigen etwa der Pyrgotidae verschieden gewesen sein. Die Palpen sind lang, kräftig und fast stachelig beborstet (Abb. 26 A). Sie zeigen keine Spur von Reduktion. Offenbar sind sie bei *Palaeomyopa* besser ausgebildet als bei irgendeiner rezenten Art der Archischiza.

4. Ozellen

Hendel (1936/37 in Kükenthal-Krumbach) gibt an: „Bei den Conopinae, die keine Ozellen haben, wird fast der ganze Scheitel durch das mehr oder weniger aufgeblasene Cerebrale und das Interfrontaldreieck eingenommen." Diese Angaben treffen insofern nicht ganz zu, als mehrere Conopinae mit Ozellen beschrieben worden sind. Kröber (1940) z. B. gibt in der Beschreibung von *Heteroconops curticornis* (Australien) an: „Ozellenhöcker mit 3 Ozellen." Mindestens 2 Ozellen sind auch bei anderen Arten und Gattungen beschrieben, und wenigstens bei einigen Exemplaren der paläarktischen *Brachyglossum capitatum* ist ein deutlicher Ozellus vorhanden. Man darf sich aber fragen, ob in diesen Fällen die Ozellen tatsächlich noch funktionsfähig sind oder ob sie nicht in der ganzen Unterfamilie Conopinae sich auf dem Wege der Reduktion befinden. Die Frage, ob eine gewisse Reduktion der Ozellen und eine Vergröße-

rung des Cerebrale tatsächlich (als abgeleitetes Merkmal) schon zum Grundplan der Conopinae gehört oder ob diese Merkmale erst im Laufe der Entwicklung dieser Gruppe entstanden sind, bedarf jedoch genauerer Untersuchung.

Die Stylogastridae und Myopinae haben wohlentwickelte Ozellen. Das ist ein ursprüngliches Merkmal. Die Übereinstimmung, die in der Ausbildung der Ozellen (und der des Cerebrale) zwischen *Palaeomyopa* und diesen Gruppen besteht, beruht also auf Symplesiomorphie.

Dasselbe gilt für die Sklerotisierung und Beborstung der Stirn. Nach Hendel (1936/37) sind bei den Stylogastridae und Myopinae Scheitelplatten vorhanden, während sie bei den Conopinae fehlen. Nach de Meijere (1904), dem ich darin recht gebe, ist ihr Fehlen bei den Conopinae ein abgeleitetes Merkmal.

Bei *Palaeomyopa* wird die gute Ausbildung der Scheitelplatten („Periorbiten" nach de Meijere) durch das Vorhandensein von jederseits 3 langen und kräftigen Frontorbitalborsten angezeigt (Abb. 24 B). Ob es unter den rezenten Myopinae Arten gibt, die in dieser Beziehung so ursprünglich sind wie *Palaeomyopa*, kann ich nicht sagen.

5. Flügel

Nach Hendel (1936/37) ist bei den Conopinae (und übrigens auch bei den Stylogastridae) die Apikalzelle (R_5) „geschlossen und gestielt". Das ist zweifellos ein abgeleitetes Merkmal, das durch Umbiegung von m_1 nach vorn und Verschmelzung ihres Endabschnittes mit r_{4+5} — übrigens bei den Stylogastridae und Conopinae unabhängig durch Konvergenz — entstanden ist.

Bei den Myopinae ist die Apikalzelle meist offen, manchmal aber ebenfalls geschlossen. Zum Grundplan der Gruppe gehört aber eine offene Apikalzelle.

Offen ist die Zelle R_5 auch bei *Palaeomyopa* (Abb. 15, 25). Die Übereinstimmung dieser fossilen Gattung mit den Myopinae beruht auf Symplesiomorphie. Es ist möglich, daß der Verlauf von m_1 bei *Palaeomyopa* noch etwas ursprünglicher ist als bei den rezenten Myopinae. Aus Mangel an Vergleichsmaterial kann ich das aber nicht mit Sicherheit sagen.

Wesentliche Unterschiede zwischen den Teilgruppen der Archischiza bestehen auch im Bereich der Subcosta und der vorderen Äste des Radius:

Bei den Conopinae münden nach Hendel (1936/37) sc und r_1 weit voneinander getrennt. Die sc ist „vor der Mündung gegabelt". Außerdem liegen die Mündungen von r_1 und r_2 dicht nebeneinander oder beide Adern haben sogar eine gemeinsame Mündung. Das ist ein — von Hendel nicht erwähntes — zweifellos (siehe unten) abgeleitetes Merkmal. Bei den Myopinae (nicht aber bei den Stylogastridae, wie Hendel irrtümlich angibt) münden sc und r_1 „eng nebeneinander". Die sc ist „distal nicht gegabelt". Allerdings gilt beides nicht für die Zodionini, die eher mit den Conopinae übereinstimmen.

Man kann die beschriebenen Verschiedenheiten in folgender Weise deuten:

Die ursprünglichsten Verhältnisse (im Bereich der Subcosta und der vorderen Äste des Radius) zeigen die Stylogastridae (Abb. 10). Bei ihnen liegen die Mündungen von sc („sc_1" nach Hendel), r_1 und r_2 weit voneinander entfernt. Daher ist auch der Costalabschnitt zwischen den Mündungen von r_2 und r_{4+5} verhältnismäßig kurz. Dafür, daß auch die queraderartige Verbindung ("sc_2" nach Hendel) zwischen der Subcosta („sc_1" nach Hendel) und r_1 ein ursprüngliches Merkmal ist, spricht die Tatsache, daß sie auch bei Syrphidae vorhanden ist (vgl. z. B. Fig. 2064 bei Hendel 1937, p. 1939).

Bei den Conopinae (Abb. 11) blieb die Verbindung zwischen sc und r_1 erhalten. Die Mündung von r_2 wurde dagegen in Richtung nach der Flügelwurzel hin verlagert und geriet dadurch in die Nähe der Mündung von r_1 oder sogar ein wenig auf den Endabschnitt von r_1. Infolgedessen ist auch der Costalabschnitt zwischen den Mündungen von r_2 und r_{4+5} sehr lang geworden.

Bei den Myopinae dagegen (Abb. 12—14) blieb (mindestens zunächst) die ursprüngliche Lage der Mündung von r_2 erhalten oder diese wurde nur wenig in Richtung nach der Flügelwurzel verschoben. Eine starke Verschiebung in dieser Richtung erfuhr dagegen die Mündung von r_1. Zunächst, bei den Zodionini (Abb. 12), liegt diese Mündung allerdings noch ziemlich weit von der sc entfernt, und bei dieser Gruppe ist auch die queraderartige Verbindung („sc_2") zwischen sc und r_1 noch deutlich wie bei den Stylogastridae und Conopinae. Bei den übrigen Myopinae (Tribus Myopini, Abb. 13, 14) aber sind die Endabschnitte der beiden Adern so dicht aneinandergerückt, daß der zwischen ihnen liegende Teil der Subcostalzelle praktisch unterdrückt ist. Eine deutliche „sc_2" ist hier nicht mehr zu erkennen. Bei einigen Myopinae (z. B. *Dalmannia*, Abb. 7) münden allerdings sc und r_1 frei, und trotzdem ist hier keine Spur von „sc_2" erkennbar.

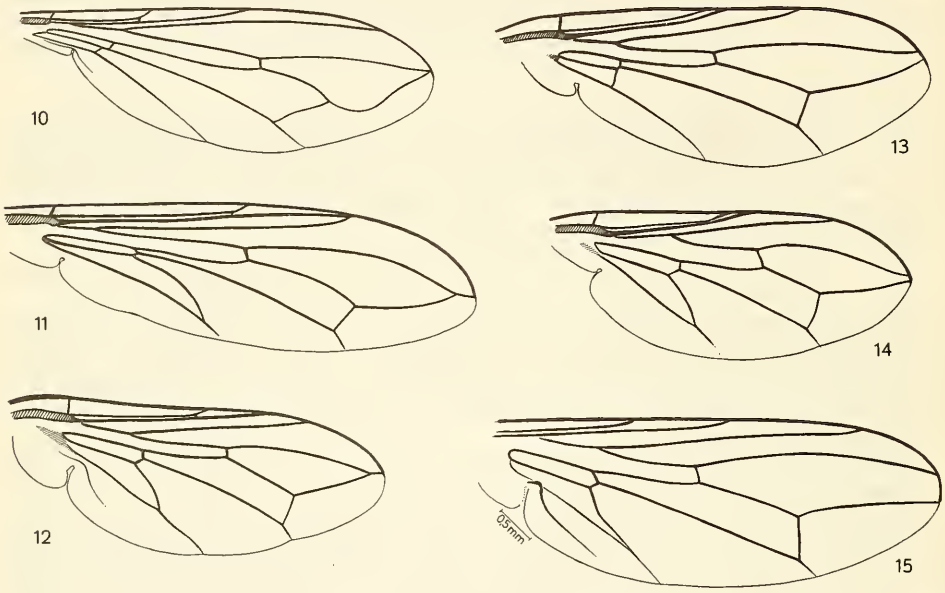

Abb. 10—15. Flügel von *Stylogaster leonum* Westwood (10), *Conops quadrifasciatus* Deg. (11), *Zodion cinereum* Fabr. (12), *Dalmannia punctata* Fabr. (13), *Occemia atra* Fabr. (14) und *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (15 Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier).

Die Verlagerung der Mündung von Längsadern am Vorderrande des Flügels in Richtung nach der Flügelwurzel entspricht einem bei den Dipteren allgemein zu beobachtenden Trend. Daß dieser bei den Conopinae und bei den Myopinae mit abweichenden Ergebnissen verwirklicht worden ist, hängt vielleicht mit einer Verschiedenheit in der allgemeinen Form des Flügels bei diesen beiden Gruppen zusammen:

Die Conopinae fallen durch ihre im Vergleich mit den Myopinae auffällig schmalen Flügeln auf (Abb. 11). Die Verschmälerung (als abgeleitetes Merkmal) prägt sich vor allem in der geringen Breite des Axillarfeldes und der Alula aus. Außerdem erscheint der Proximalabschnitt des Flügels deutlich gestreckt. Die Verschmälerung hat wahrscheinlich auch eine Veränderung in der Form der Analzelle zur Folge gehabt, auf die ich schon 1958 (Fig. 17 B, p. 529) hingewiesen habe: Bei den Conopinae sind die begrenzenden Adern (1 a und besonders ausgesprochen cu_{1b}) deutlich nach vorn (in Richtung des Flügelvorderrandes) gekrümmt. Vielleicht hat die Verschmälerung des Flügels bei den Conopinae aus funktionell bedingten Gründen eine Verlagerung der

Mündung von r_1 (und auch derjenigen von sc) verhindert, so daß von der Tendenz zur Verlagerung nur die Mündung von r_2 ergriffen wurde.

Bei den Myopinae, deren Flügel kurz und breit sind (Abb. 13, 14), stand der funktionell vorteilhaften Verlagerung der Mündung von r_1 dagegen nichts im Wege. Die verschiedene Flügelform der beiden Gruppen hängt ihrerseits wohl sicher wieder mit der allgemeinen Form des Körpers zusammen: Die schlankeren Conopinae haben oft ein keulenförmiges Abdomen, während die Myopinae plumper gebaut sind.

Wahrscheinlich ist es kein Zufall, daß auch bei den schlanken Stylogastridae, deren Weibchen überdies ein auffällig langes Legrohr besitzen, das Axillarfeld und die Alula des Flügels verschmälert sind (Abb. 10). Damit hängt bei ihnen wohl sicher auch die Verkürzung der Analzelle zusammen. Allerdings hat auch *Dalmannia* (Myopinae) eine kurze Analzelle (Abb. 7). Deren Entstehung hat hier aber wohl andere Gründe. Bei den Gattungen *Parazodion* und *Paramyopa*, die mit *Dalmannia* sehr nahe verwandt sind (wie u. a. das verhältnismäßig lange Legrohr und der fadenförmige Aedeagus beweist, der nur in dieser Gruppe vorkommt), ist eine lange Analzelle vorhanden.

Palaeomyopa hat, nach Form und Geäder, einen sehr ursprünglich gebauten Flügel (Abb. 15, 25), von dem wohl die Flügel aller rezenten Archischiza „abgeleitet" werden könnten. Eine queradrige Verbindung ("sc_2") zwischen sc und r_1 ist nicht zu erkennen. Darin stimmt die Gattung mit den rezenten Myopinae, und nur mit diesen, überein. Allerdings sind die Mündungen von sc und r_1 viel weiter voneinander entfernt, als das anscheinend bei allen (jedenfalls bei allen mir bekannten) Vertretern dieser Unterfamilie der Fall ist. Wie diese Kombination von Merkmalen zu erklären ist, bleibt vorläufig offen. Die einfachste Annahme wäre, wenn man nur den Flügel berücksichtigt, die, daß *Palaeomyopa* als ursprünglichste bisher bekannte Form der Myopinae zwar die Verbindung zwischen sc und r_1 schon verloren, die ursprüngliche, weit getrennte Lage der Mündungen beider Adern aber noch beibehalten hat. Gegen diese Annahme sprechen andere Merkmale, insbesondere die des Abdomens. Wenn *Palaeomyopa* jedoch in die Stammgruppe der Conopidae oder gar der Archischiza gehört, dann müßte entweder die Verbindung zwischen sc und r_1 bei dieser fossilen Gattung und bei den Myopinae unabhängig reduziert worden sein oder ihr Fehlen müßte als ursprünglich angesehen werden. In diesem Falle wäre konvergente Entstehung der Verbindung bei den Stylogastridae, Conopinae und Zodionini anzunehmen. Diese Deutung halte ich nicht für sehr wahrscheinlich.

Ein eigenartiges, in dieser Form bei rezenten Archischiza anscheinend nicht bekanntes Merkmal von *Palaeomyopa* ist die leichte Knickung etwa in der Mitte cu_{1b}. Die Analzelle erhält dadurch einen „Zipfel", wie er von *Salticella* (Sciomyzidae) und vielen Ortalidiformes bekannt ist.

6. Abdomen

Der Holotypus von *Palaeosicus loewi* und das eine der beiden Exemplare des British Museum von *Palaeomyopa* sind Weibchen. Das Geschlecht des dritten mir vorliegenden Exemplares ist nicht zu erkennen. Daher sind für das folgende nur die Merkmale des weiblichen Abdomens von Bedeutung.

Hendel (1936/37) gibt für die „Conopidae" (einschließlich Stylogastridae) als Gesamtgruppe an: „5. Sternit des Weibchens mit einem schuppenförmigen, nach hinten gerichteten Anhang, der gegen die nach vorn gerichtete Spitze des kolbigen Hinterleibsendes spielt. Die Höhle dazwischen ist rauhhäutig und dient zum Festhalten des männlichen Abdomens." Das gilt aber nicht für alle Archischiza. In einer Arbeit, die freilich kaum beachtet worden ist, hat Streiff (1906) das weibliche Abdomen einiger Conopidae (im engeren Sinne), besonders dasjenige von *Sicus ferrugineus* L., untersucht. Das 5. Sternit ist hier besonders entwickelt und bildet das in der systematischen Literatur als „unpaares Organ" oder „Theka" bezeichnete Gebilde. Zwischen ihm und dem 5. Tergit besteht bei *Sicus* auf jeder Seite eine feste Verbindung, die Streiff als „gut ausge-

bildetes falsches Gelenk" bezeichnet. Der hintere Abschnitt des 5. Tergites trägt ebenso wie das 6., 7. und 8. Sternit modifizierte Borsten, die STREIFF als „Füßchenborsten" bezeichnet. Er bringt sie mit einer Fixierung dieser Segmente auf der Unterlage, nicht

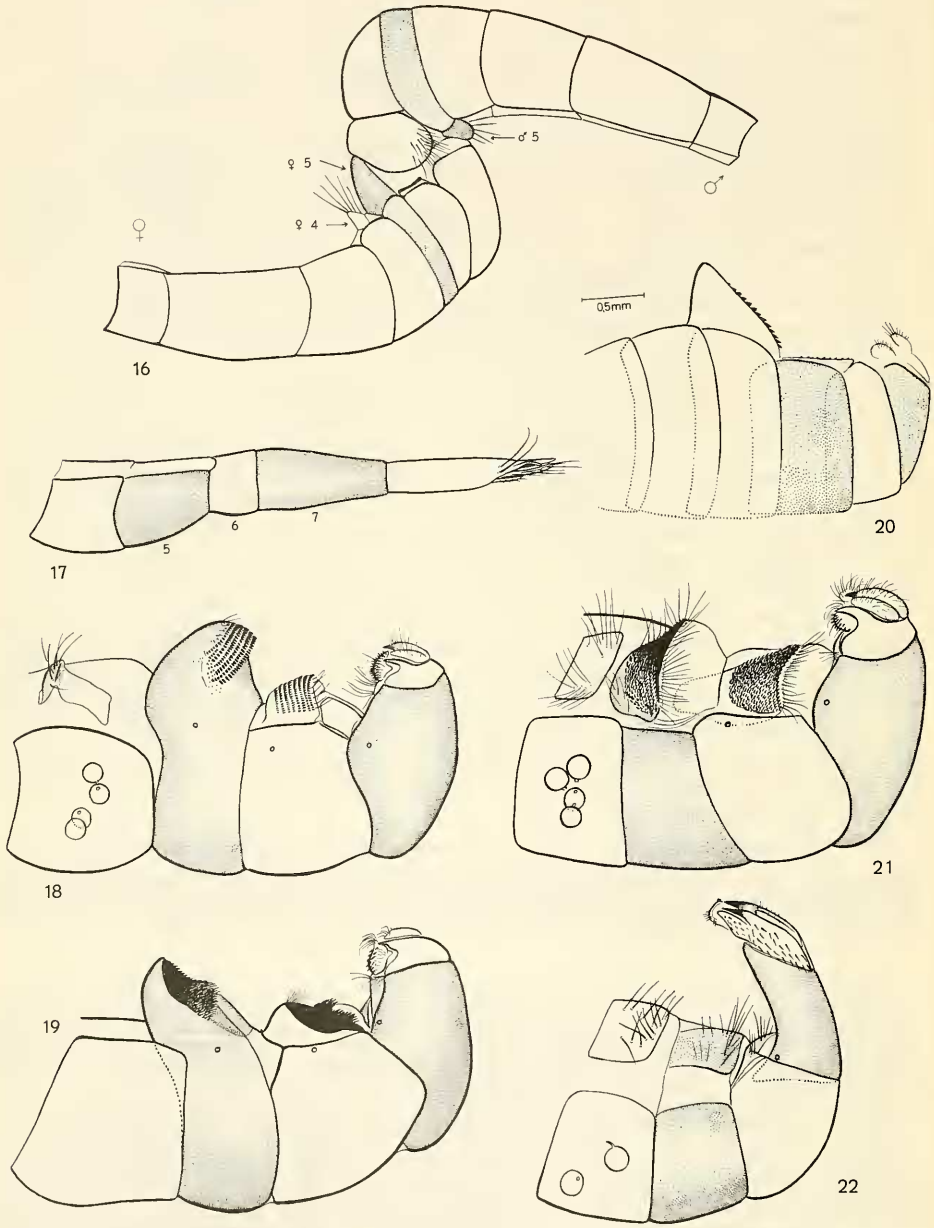

Abb. 16—22. Endsegmente des weiblichen Abdomens von *Occemia atra* Fabr. (16: vollständiges Abdomen beider Geschlechter in Kopulationsstellung), *Stylogaster leonum* Westwood (17), *Zodion cinereum* Fabr. (18), *Physocephala rufipes* Fabr. (19), *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (20: Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), *Myopa testacea* L. (21) und *Dalmannia punctata* Fabr. (22). In allen Abbildungen ist das 5. Segment punktiert. In Abb. 18, 21 und 22 sind die Spermatheken eingezeichnet. Zu Abb. 20 vergleiche auch Abb. 27.

also wie HENDEL mit dem „Festhalten des männlichen Abdomens" bei der Begattung, in Verbindung. Bei Pärchen, die in copula gefangen wurden, läßt sich aber erkennen, daß die vom 5. Sternit des Weibchens gebildete Schuppe offenbar tatsächlich eine Stütze für das männliche Postabdomen bildet (Abb. 16).

Leider ist die spezielle Ausbildung, die das 5. Sternit im Grundplan der Archischiza besitzt, und die Weiterbildung, die es von diesem Grundplan aus bei den einzelnen Teilgruppen erfahren hat, noch nicht klar herausgearbeitet worden.

Bei den Stylogastridae (Abb. 17) sind die Sternite des Abdomens, einschließlich des 5., sehr schwach entwickelt (Arten, bei denen sie überhaupt vorhanden sind, kenne ich allerdings nicht) oder sie fehlen (z. B. bei *Stylogaster parva* Camras nach STUCKENBERG 1963) ganz. Das ist sicher ein für diese Gruppe charakteristisches abgeleitetes Merkmal. Irgendwelche Stützen für die Annahme, daß bei ihr das 5. Sternit vor seiner Rückbildung ähnlich ausgebildet war wie bei den Conopidae (nämlich als „Theka"), gibt es nicht. Wahrscheinlich hängt die Rückbildung der Sternite mit der Entwicklung der langen Legeröhre zusammen, die für die Stylogastridae charakteristisch ist.

An sich gehört ein Legrohr zum Grundplan der Archischiza, denn es ist, entgegen der herrschenden Meinung, auch bei den Conopidae vorhanden. In der Hauptsache wird es vom 7. Segment gebildet, an das der Komplex der folgenden Segmente angegliedert ist. Das 7. Abdominalsegment ist also bei den Archischiza keine Legrohrscheide wie bei den Micropezoidea, Otitoidea, Agromyzidae und einigen anderen Acalyptratae, sondern bildet das „Basalglied" des Legrohres selbst (Abb. 17—22).

Für die Imagines der Archischiza fand ich es 1958 (p. 547) schwierig, apomorphe Merkmale anzugeben. Außer den verlängerten Fühlern kann aber nun das Vorhandensein eines Legrohres als solches genannt werden. Das 6. Abdominalsegment ist bei den Conopidae nicht in dieses Legrohr einbezogen, bei manchen aber als Verbindungsglied zwischen diesem und dem Praeabdomen besonders ausgebildet.

Das Legrohr der Stylogastridae (Abb. 17) kann ohne Schwierigkeiten als Weiterbildung des Zustandes angesehen werden, den jenes im Grundplan der Conopidae im wesentlichen bewahrt hat: Die beiden Glieder (7. Segment und Komplex der folgenden Segmente) sind stark verlängert. Außerdem bildet das 7. Segment eine vollkommen geschlossene Röhre, an der keine Grenzen zwischen Tergit und Sternit mehr erkennbar sind. Das 6. Segment, das ebenfalls eine solche geschlossene Röhre bildet, ist als wenig verlängertes, drittes, basales Glied dem Legrohr angeschlossen. Zwischen ihm und dem 7. Segment ist nur noch eine feine Naht, aber keine Intersegmentalmembran mehr vorhanden. Das so gebildete dreigliedrige Legrohr ist bei *Stylogaster macrura* Lopes doppelt so lang wie der übrige Körper.

Obwohl das Legrohr der Stylogastridae also im Grunde denselben Bau zeigt wie bei den Conopidae, kann es doch, nach Stichprobenuntersuchungen, nicht als Weiterbildung des Legrohres einer Teilgruppe der Conopidae angesehen werden. Die Legrohre beider Gruppen können nur auf einen gemeinsamen, ursprünglicheren Vorzustand zurückgeführt werden, den sie in verschiedener Weise weiterentwickelt haben. Auch das spricht für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den beiden Familien.

Abweichend von den Stylogastridae, bei denen die Längsachse des dreigliedrigen Legrohres in Verlängerung der Achse des übrigen Abdomens (oder doch der unmittelbar vorhergehenden Segmente, Abb. 17) liegt, steht das zweigliedrige Legrohr der Conopidae quer zur Längsachse des Abdomens, das im übrigen ventralwärts gekrümmt ist (Abb. 18—22). Diese ventrale Krümmung bezeichnet STREIFF (1906) im Anschluß an SCHINER wohl mit Recht als „Generaleigenschaft der Conopidae".

Ein längeres Legrohr besitzt unter den Conopidae nur die Gattung *Dalmannia* (Abb. 22) mit ihren nächsten Verwandten (*Paramyopa* und *Parazodion*). Auch dieses Legrohr, das, anders als bei den Stylogastridae, „taschenmesserartig eingeklappt am

Bauche getragen wird" (STREIFF 1906), ist nichts als eine Weiterbildung des Organs, das bereits zum Grundplan der Conopidae bzw. Archischiza gehört. Die Entwicklung eines langen, fadenförmigen Aedeagus, der an den der Otitoidea erinnert und der auch in systematischen Arbeiten (KRÖBER 1939) als diagnostisches Merkmal der Gattungsgruppe *Dalmannia* angeführt wird, ist ohne Zweifel eine Folge der Verlängerung des weiblichen Legrohres.

Bei der Gattung *Dalmannia* ist das 5. Sternit des Weibchens nicht zu einer „Theka" umgebildet. Es hat hier (Abb. 22) eine ganz normale Gestalt, weder „Füßchenborsten" noch eine feste Verbindung mit dem 5. Tergit und unterscheidet sich nicht von den vorhergehenden Sterniten. Man könnte daraus schließen, daß ein solches „normales" 5. Sternit, das noch nicht zur „Theka" umgebildet ist, zum Grundplan der Conopidae gehört. Aber man muß auch fragen, ob die so einfachen Verhältnisse, die wir bei *Dalmannia* finden, nicht vielleicht sekundär durch Reduktionsvorgänge entstanden sind, die ihrerseits ihren Grund in der Verlängerung des Legrohres haben. *Dalmannia* besitzt außer dem langen Legrohr auch in der kurzen Analzelle des Flügels (Abb. 13) ein abgeleitetes Merkmal. Die Gattungen *Paramyopa* und *Parazodion*, deren nahe Verwandtschaft mit *Dalmannia* durch das lange Legrohr und den entsprechend langen, fadenförmigen Aedeagus wohl sicher bewiesen wird, haben noch eine lange Analzelle. Besonders interessant ist, daß KRÖBER in der Beschreibung der Gattung *Parazodion*, deren große habituelle Ähnlichkeit mit der Gattung *Zodion* durch den Namen angedeutet wird, von einer „kurzen Theka" spricht. Leider ist mir die Gattung nicht bekannt. Die Bemerkung KRÖBER's scheint mir aber darauf hinzuweisen, daß auch in der Gattungsgruppe *Dalmannia* ursprünglich eine Theka vorhanden war, die bei *Dalmannia* dann vollständig zurückgebildet wurde.

Damit scheint der Annahme, daß eine „Theka" (ein „unpaares Organ") zum Grundplan der Conopidae (wenn nicht der Archischiza) gehört, nichts mehr im Wege zu stehen. Welche seiner verschiedenen Ausbildungsformen aber die ursprünglichste ist und zum Grundplan gehört, können nur genaue Untersuchungen zeigen. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß die feste Verbindung (das „falsche Gelenk") mit dem 5. Tergit, die STREIFF von *Sicus* beschreibt und die auch bei *Zodion* (Abb. 18) und anderen Gattungen vorhanden ist, noch nicht zum Grundplan gehört, denn es ist kaum anzunehmen, daß die membranöse Zone, die z. B. bei *Myopa* (Abb. 21) ebenso wie bei *Dalmannia* (Abb. 22) das 5. Sternit vom Tergit trennt, sekundär entstanden ist.

Eine große Überraschung bedeutete die Feststellung, daß auch beim Weibchen von *Palaeomyopa* ein Gebilde vorhanden ist, das in jeder Beziehung an das „unpaare Organ" (die „Theka" oder „Schuppe") der rezenten Conopidae erinnert und offenbar wie dieses als Widerlager für das männliche Abdomen bei der Kopulation gedient hat. Dieses Gebilde ist aber bei *Palaeomyopa* (Abb. 20, 27) das 4., nicht wie bei den rezenten Arten das 5. Sternit. Als mir nur ein Weibchen aus dem British Museum (Nr. In. 22212) bekannt war, bei dem die Ventralseite des Abdomens weitgehend durch die Beine verdeckt wird, habe ich, ohne Ergebnis, jede Möglichkeit geprüft, die in Frage stehende „Schuppe" als ein nach vorn verschobenes 5. Sternit zu deuten. Der in diesem Körperbereich gut erhaltene Holotypus von *Palaeosicus loewi*, bei dem auch die Beine günstiger liegen, läßt aber über jeden Zweifel deutlich erkennen, daß hier das 4. Sternit die Ausbildung und Funktion besitzt, die bei den rezenten Conopidae dem 5. Sternit zukommt.

Auch die Frage, ob es sich bei den vorliegenden Tieren wirklich um Weibchen handelt, wurde geprüft:

Die Geschlechter sind bei den Conopidae nicht ganz leicht zu unterscheiden. Die Ausbildung des 7. weiblichen Abdominalsegmentes, das man seiner Form nach leicht für ein Hypopygium halten könnte, kann selbst bei rezenten Tieren zu Verwechslungen führen. Bei den Männchen (Abb. 16) liegt zwischen dem 5. Tergit und dem Hypo-

pygium (9. Segment) nur ein stark gewölbter Tergitkomplex, in dem wohl Teile des 6. bis 8. Tergites enthalten sind und der den Hinterrand des Abdomens bildet. Das verhältnismäßig kleine und wie bei den meisten Schizophora halbkugelige Hypopygium liegt an der Ventralseite. Bei den Weibchen dagegen (Abb. 16) ist das 6. Tergit ziemlich schmal, und der Hinterrand des Abdomens wird vom 7. (dem „Basalglied" des Legrohres) gebildet). Bei den Männchen der Conopidae ist wie bei den meisten Cyclorrhapha das 5. Sternit als Stütze für das weibliche Abdomen bei der Kopulation besonders gestaltet. Die Morphologie des Abdomens der vorliegenden Exemplare von *Palaeomyopa* läßt sich auf keine Weise mit der Annahme in Einklang bringen, daß es sich um Männchen handelt.

Während bei den meisten Cyclorrhaphen das weibliche Abdomen keine besonderen Einrichtungen zur Stützung des männlichen Abdomens besitzt, haben wir bei den meisten rezenten Conopidae (Abb. 16) die eigenartige Tatsache, daß während der Kopulation das weibliche Abdomen (Legrohr) vom 5. Sternit des Männchens, das männliche Abdomen (Hypopygium) aber vom 5. Sternit des Weibchens gestützt wird.

Die abweichenden Verhältnisse bei *Palaeomyopa* legen die folgende hypothetische Deutung nahe:

Eine besondere, für die Conopidae (wenn nicht für die Archischiza) charakteristische Stellung der Geschlechter bei der Kopulation führte beim Weibchen zur Entstehung einer Stützvorrichtung für das männliche Abdomen. Sie wurde zunächst vom 4. Sternit gebildet, das schuppenartig hochgestellt ist. *Palaeomyopa* zeigt diesen Zustand. Das 5. Sternit bildet hier eine große Platte, auf der zahlreiche Querstreifen erkennbar sind. Starke Vergrößerung zeigt, daß diese aus vielen kurzen und breiten, dichtgestellten Dörnchen bestehen. Ähnliche Querreihen von Dörnchen sind auch auf dem abfallenden Teil des 4. Sternites vorhanden, bei den vorliegenden Exemplaren von *Palaeomyopa* aber nur zum Teil und schwer zu erkennen, weil sie durch weißliche Trübungen stark verschleiert sind. Für die Ursprünglichkeit von *Palaeomyopa* spricht die Gleichmäßigkeit der Segmentierung des Abdomens und die Kürze des Legrohres. Während bei den rezenten Conopidae das 1. und 2. Segment meist verlängert ist (Abb. 16) und (bei getrockneten Tieren) das 5. Tergit nur als schmales Band zwischen dem 4. und 6. liegt, unterscheiden sich bei *Palaeomyopa* (Abb. 20, 26 B) die einzelnen Tergite kaum voneinander.

Möglicherweise wurde die weitere Entwicklung durch eine Vergrößerung des Legrohres bestimmt. Auf jeden Fall ging die Funktion einer Stütze für das männliche Abdomen vom 4. auf das 5. Sternit über. Dafür, daß etwas Derartiges geschehen ist, spricht vielleicht die Tatsache, daß bei einigen rezenten Arten (Abb. 18) das 4. Sternit in der gleichen Weise hochgestellt ist wie das 5., nur daß es viel kleiner ist als dieses und keine Dörnchenreihen besitzt. Die Rolle des 5. Sternites (als Auflageplatte für das Hypopygium? Abb. 20, 27) wurde vom 6. übernommen (Abb. 18, 19, 21). Bei besonders starker Verlängerung des Legrohres (Abb. 22) verloren die Sternite ihre Funktion und damit auch ihre Differenzierung. Das 6. Segment, als Verbindungsglied zwischen dem Legrohr (7. Segment) und dem übrigen Abdomen, wurde vergrößert.

Ob diese Vorstellung von der Entwicklung des Abdomens wenigstens in ihren Grundzügen richtig ist, können nur ausgedehnte und sorgfältige Untersuchungen der rezenten Conopidae zeigen.

Außer den vorstehend ausführlich besprochenen Merkmalen gibt es noch andere (z. B. in der Beborstung des Kopfes und Thorax, in der Ausbildung der Abdominalsegmente und der Beine, im Vorhandensein oder Fehlen von Präapikalborsten der Schienen, im Vorhandensein von 2 [Abb. 22] oder 4 [Abb. 18, 21] Spermatheken usw.), in denen sich die Teilgruppen der Archischiza voneinander unterscheiden. In welchem Umfange sie aber für diese charakteristisch sind, läßt sich bisher nicht klar erkennen. *Palaeomyopa* scheint in allen diesen Merkmalen die ursprünglichste Ausbildungsstufe

zu besitzen. Inwieweit die fossile Gattung aber (etwa in der Beborstung des Kopfes und des Thorax) ursprünglicher ist als alle rezenten Archischiza, läßt sich zur Zeit noch nicht feststellen.

Aus der Verteilung der Merkmale und ihrer verschiedenen Ausprägungsstufen ergibt sich, freilich vorerst nur in ziemlich groben und allgemeinen Zügen, ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung der Archischiza als Voraussetzung für eine Bestimmung des „phylogenetischen Ortes" von *Palaeomyopa:*

Wahrscheinlich wurde die Merkmalsentwicklung entscheidend bestimmt durch 2 biologische Eigentümlichkeiten, die wir mit Bestimmtheit schon bei den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Archischiza voraussetzen dürfen: den Blütenbesuch der Imagines und den Parasitismus der Larven.

„Alle Conopiden sind blütenbesuchende Fliegen, das steht fest" (Streiff 1906). Für die Stylogastridae liegen darüber bis jetzt zwar anscheinend keine Beobachtungen vor. Der verlängerte Rüssel läßt aber keinen Zweifel daran aufkommen, daß auch sie Blütenbesucher sind. Es wäre interessant zu wissen, an welche Art von Blüten sie angepaßt sind. Obwohl die Verlängerung des Rüssels bei allen Archischiza zweifellos eine Anpassung an den Blütenbesuch der Imagines ist, kann man dieses abgeleitete Merkmal doch nicht dem Grundplan der Gruppe zuschreiben; denn *Palaeomyopa,* die mit den Conopidae wahrscheinlich näher verwandt ist als mit den Stylogastridae, hat noch einen sehr kurzen Rüssel mit normal ausgebildeten Palpen. Daß auch diese Gattung schon Blüten besucht hat, geht aber daraus hervor, daß Meunier (1899) bei seinem Exemplar 2 Pollinien am 2. Fühlerglied beschreibt und abbildet. Leider scheint das Tier nicht erhalten zu sein. Sonst wäre es vielleicht möglich, aus der Form der Pollinien Schlüsse auf die Art der besuchten Blüten zu ziehen. Die Verlängerung des Rüssels und die damit zusammenhängende Reduktion der Palpen muß, wenn Stylogastridae und Conopidae Schwestergruppen sind, bei beiden Gruppen unabhängig erfolgt sein. Ob die Kürze des Rüssels bei *Brachyglossum* und bei einigen australischen Gattungen (sämtlich Conopinae) wirklich ursprünglich ist wie bei *Palaeomyopa,* ist ungewiß. Die Reduktion der Palpen auch bei diesen Gattungen könnte dagegen sprechen. Es wäre interessant, die Frage zu untersuchen.

Mit der anderen biologischen Eigentümlichkeit, dem Parasitismus der Larven, hängt die Herausbildung eines Legrohres und vielleicht auch die Verlängerung der Fühler zusammen. Beide Merkmale müssen wir (das Legrohr wenigstens in seinen Anfängen), anders als die Verlängerung des Rüssels, schon dem Grundplan der Archischiza bzw. den letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Arten dieser Gruppe zuschreiben. Ähnlich verlängerte Fühler haben auch die Pyrgotidae (Otitoidea), deren Larven ebenfalls sämtlich Parasiten sind. Vielleicht erleichtern sie das Auffinden der Wirte. Die Fühler dürften ursprünglich nach vorn gerichtet gewesen sein wie noch bei den rezenten Stylogastridae. Diese besitzen auch noch keine Fühlergruben und keinen von der Praefrons gebildeten Fühlersockel.

Leider ist über die Wirte der Stylogastridae bisher noch kaum etwas Sicheres bekannt. Einige wenige Beobachtungen (siehe darüber Stuckenberg 1963; nachzutragen wären die von ihm übersehenen Beobachtungen von Lindner 1955) scheinen aber darauf hinzudeuten, daß Orthoptera und Blattaria in Frage kommen. Wüßten wir darüber und über den Modus der Eiablage besser Bescheid, dann könnten wir vielleicht auch die besondere Weiterbildung, die das Legrohr bei dieser Gruppe erfahren hat, und andere ihrer Eigentümlichkeiten (Autapomorphien) verstehen.

Die Wirte der Conopidae scheinen ausschließlich aculeate Hymenopteren zu sein. Die wenigen Angaben über Orthopterenwirte gehen sämtlich auf ältere Autoren des vorigen Jahrhunderts (Boheman, Dufour) zurück und sind vielleicht unzutreffend. Über den Modus der Eiablage ist nichts bekannt.

Die Vorfahren der Conopidae erwarben, so nehme ich an, nach ihrer Trennung von den unmittelbaren Vorfahren der Stylogastridae die Fähigkeit, ihre Fühler nach unten zu legen. Die Bewegung erfolgt zwischen dem 1. und 2. Fühlerglied. Vielleicht hängt damit auch die Bildung eines Fühlersockels durch die obere Praefrons zusammen. Fühlergruben waren aber zunächst nicht vorhanden: Die Praefrons behielt (abgesehen vom Fühlersockel) noch dieselbe Ausbildung wie bei den rezenten Stylogastridae und wie bei den gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen. Auf dieser Stufe steht *Palaeomyopa* aus dem Baltischen Bernstein, eine Gattung, die demnach, wie nach ihren sämtlichen anderen Merkmalen, in die Stammgruppe der Conopidae zu gehören scheint. Da der Rüssel noch kurz war, konnte in diesem Stadium auch noch kein Konflikt zwischen ihm und den Fühlern entstehen. Nicht mit Sicherheit entschieden werden kann die Frage, ob man für die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Conopinae und Myopinae bereits Fühlergruben (in dieser Hinsicht also ein über *Palaeomyopa* hinausgehendes Stadium der Entwicklung) annehmen muß oder ob die Fühlergruben bei beiden Gruppen unabhängig, durch Konvergenz, entstanden sind. Ebenso unsicher ist, ob die Entstehung der Fühlergruben schon mit einer Verlängerung des Rüssels in Verbindung gebracht werden darf. Auf jeden Fall gingen die beiden Schwestergruppen, Conopinae und Myopinae, nach ihrer Trennung in der Weiterentwicklung des Kopfes verschiedene Wege:

Bei den Conopidae wurde das 3. Fühlerglied verlängert; die Fühlerborste rückte an seine Spitze und wurde zu einem „Endgriffel". Die Verlängerung des Rüssels, an der in dieser Gruppe die Labellen nicht beteiligt waren, beeinflußte später auch die Fühler, deren Stellung durch Rückstauchung des oberen Teiles der Praefrons verändert wurde (Abb. 9). Vielleicht wurden auch bei Formen mit besonders langem Rüssel die Fühler sekundär wieder etwas verkürzt. Es ist bei diesem wie bei den folgenden noch zu schildernden Prozessen durchaus unwahrscheinlich, daß die Entwicklung nur auf einem Wege und in einer Richtung vor sich ging. Neben Prozessen der Parallelentwicklung mag es auch solche der Rückentwicklung gegeben haben, so daß beispielsweise auch eine sekundäre Verkürzung des Rüssels mit entsprechender Wiedergewinnung der Bewegungsfreiheit der Fühler und ihrer erneuten Verlängerung vorgekommen sein mag. Eine genauere Durcharbeitung der Gruppe würde diese Vorgänge wohl aufdecken können.

Auch bei den Myopinae verlängerte sich der Rüssel, und auch hier anscheinend zunächst (Zodionini) ohne Beteiligung der Labellen. Bei den meisten Arten (Myopini) aber wurden auch die Labellen stark verlängert und nach hinten umgeschlagen. Das führte bei den Myopinae frühzeitig zu einer Verkürzung der Fühler. Die Fühlergruben, sei es, daß diese hier selbständig entstanden sind, oder sei es auch, daß ursprünglich ähnlich wie bei den Conopinae ausgebildete Gruben schon vorhanden waren, konnten dadurch auf den oberen Teil der Praefrons beschränkt werden. Außerdem verschmolzen sie durch Rückbildung des trennenden Kiels zu einer mehr oder weniger einheitlichen unpaaren Grube. Der Fühlersockel wurde reduziert. Möglicherweise hängt damit auch die Verlängerung der Schenkel der Bogennaht *(Dalmannia,* Abb. 7, aber auch bei manchen Arten der Gattung *Myopa)* zusammen. Rein formal kann man sich vorstellen, daß die Rückbildung des Fühlersockels, der ja von der Praefrons gebildet wird, durch Vertiefung und Verlängerung der Falte erfolgte, die zwischen Prae- und Postfrons liegt und als Bogennaht bezeichnet wird. Jedenfalls sind die Schenkel der Bogennaht bei manchen Myopinae nicht weniger lang als bei den am stärksten abgeleiteten Schizophora. Da das aber keineswegs für alle gilt, bleibt die Erklärung mindestens fragwürdig.

Die Verkürzung der Fühlerborste und die Rückbildung ihrer Gliederung ist bei den Myopinae wahrscheinlich selbständig und auf anderem Wege erfolgt als bei den Conopinae. Sie blieb aber, zum Unterschied von den Conopinae, bei den Myopinae in ihrer ursprünglichen dorsalen Stellung.

Wahrscheinlich können die verschiedene Ausbildung der Fühler bei den Conopinae und Myopinae, die Ausbildung des Rüssels, die Entwicklung der Flügelform und die wieder dadurch beeinflußte Veränderung des Flügelgeäders, Veränderungen in der allgemeinen Gestaltung des Abdomens, der Kopulationsorgane, ihrer Hilfseinrichtungen („Theka"!) und des Legrohres durch Verschiedenheiten in der Lebensweie erklärt werden. Leider liegen über das Verhalten der Conopidae aber bisher nur wenige Beobachtungen vor: „Die *Conops*' sind, entsprechend ihrer Grazie, die beweglicheren, wenn auch ihr Naturell nicht sehr sprühend zu sein scheint; SCHINER sagt von ihnen: ‚Sie sind sehr scheu, in ihren Bewegungen ruhig'; dagegen charakterisiert er die Myopen als absolute Phlegmatiker: ‚Sie sind besonders träge und können oft mit den Fingern berührt werden, ohne fortzufliegen'" (STREIFF 1906).

Die Vermutung, daß die geschilderten Bauplanverschiedenheiten, dazu aber z. B. auch die Verkleinerung der Augen bei den Myopinae, die Reduktion der Ozellen bei den Conopinae und manches andere, etwas mit diesem verschiedenen Verhalten zu tun haben, läßt sich kaum abweisen. Ohne ausgedehnte Freilandbeobachtungen müssen aber alle ins einzelne gehenden evolutionsbiologischen Spekulationen reine Phantasie bleiben. Man möchte vor allem noch wissen, welche Art von Blüten die Arten mit verschieden ausgebildetem Rüssel besuchen, wie die Conopinae und die Myopinae ihre Wirte finden und ob möglicherweise Beziehungen bestehen zwischen dem Besuch verschiedener Blüten durch Arten mit verschieden ausgebildetem Rüssel und einer etwa verschiedenen Auswahl von Hymenopteren, denen sie dabei begegnen und die ihnen als Wirte ihrer Larven dienen.

Bedenkt man, wie mühevoll und zeitraubend Beobachtungen sein müßten, die zur Beantwortung dieser Fragen führen können, und wie wenig gewonnen wäre, wenn solche Beobachtungen auf die einheimischen Arten beschränkt blieben, dann kann man ermessen, wieviel Zeit noch vergehen wird, ehe eine auch nur einigermaßen solide Grundlage für die evolutionsbiologische Erklärung der phylogenetischen Entwicklung der Conopidae geschaffen sein wird. Die wenigen oben vorgeführten Überlegungen können aber vielleicht als Anregung für künftige gezielte Beobachtungen dienen.

Wenn wir die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Stylogastridae und Conopidae für gut begründet halten, dann ergibt sich aus der Entdekkung von *Palaeomyopa* im Baltischen Bernstein, die offenbar schon wegen des Baues ihrer Fühler zu den Conopidae gehört, daß dieses Schwestergruppenverhältnis zur Bernsteinzeit bereits bestanden hat und daher bereits früher entstanden sein muß. *Palaeomyopa* gehört offenbar in die Stammgruppe der Conopidae: Es lassen sich keine Merkmale finden, die eine „Ableitung" aller rezenten Conopidae von *Palaeomyopa tertiaria* ausschließen würden. Natürlich läßt sich andererseits auch nicht beweisen, daß *Palaeomyopa tertiaria* tatsächlich die Stammart aller rezenten Conopidae ist. Mit ihrer Hilfe läßt sich aber nicht begründen, daß die beiden Teilgruppen der Conopidae (Conopinae und Myopinae) zur Bernsteinzeit bereits getrennt waren.

Nach den Grundsätzen, die bei der Bearbeitung der Acalyptratae des Bernsteins angewandt wurden (HENNIG 1965), dürften wir daher die beiden Gruppen, die bisher als Unterfamilien bezeichnet wurden, nur als Tribus, Conopini und Myopini ansehen. Die beiden bisher als Familien bezeichneten Teilgruppen der Archischiza müßten wir folgerichtig nur als Unterfamilien, Stylogastrinae und Conopinae, einer einzigen Familie, Conopidae, bewerten, da mit Hilfe des Fossilfundes nur die Entstehung dieser beiden Gruppen vor der Bernsteinzeit hinreichend wahrscheinlich gemacht werden kann.

Das würde bedeuten, daß die rezenten Archischiza zusammen nur einer einzigen Gruppe angehören, die ihrem Alter nach einer der vielen Familien der Muscaria entspricht. Die oben gestellte Frage nach dem Grund des so verschiedenen rezenten Artenbestandes der beiden Schwestergruppen Archischiza und Muscaria (650 gegen 27 000 Arten) wäre dann so zu beantworten: Nicht ein von Anfang an charakteristisch ver-

schiedenes Tempo der Speziation bei den beiden Schwestergruppen Archischiza und Muscaria erklärt ihren so verschiedenen Bestand an rezenten Arten, sondern die Tatsache, daß es bei den Muscaria vielen, bei den Archischiza aber nur einer der wahrscheinlich schon in der Kreide entstandenen Arten gelang, mit Nachkommen bis zur Gegenwart zu überleben. Wahrscheinlich ist es die Anpassung an eine parasitische Lebensweise der Larven, insbesondere wohl die Anpassung an aculeate Hymenopteren als Wirte, gewesen, die das Überleben oder mindestens die Entfaltung dieses einen Teilzweiges der Archischiza ermöglichte. Nachdem die Anpassung an den Parasitismus gelungen war, erfuhr dieser eine Entfaltung, die ihrem Ergebnis nach durchaus der Entfaltung einer Teilgruppe der Muscaria von vergleichbarem Alter entspricht. Die morphologische Divergenz dürfte sogar größer sein als bei manchen der in diesem Sinne vergleichbaren Teilgruppen der Muscaria.

Nun folgt aus der Definition des Begriffes „Stammgruppe", der einen Kompromiß an die beschränkten Möglichkeiten der Paläontologie darstellt (vgl. HENNIG 1965), allerdings, daß Arten, die zu einer solchen gezählt werden müssen, durchaus neben Arten von Gruppen gelebt haben können, die aus dieser Stammgruppe hervorgegangen sind (Abb. 2 bei HENNIG 1965). Aus dem Nachweis von *Palaeomyopa tertiaria*, die wir möglicherweise in die Stammgruppe der Conopidae stellen müssen, folgt also keineswegs zwingend, daß es zur Bernsteinzeit die Myopinae und die Conopinae, die aus dieser Stammgruppe hervorgegangen sind, noch nicht gegeben haben kann. Zur Prüfung dieser Frage steht uns die geographische Verbreitung der rezenten Arten zur Verfügung:

Die Archischiza als Gesamtgruppe sind nahezu über die ganze Welt verbreitet. Sie sind nur aus Neuseeland bisher nicht bekannt und kommen dort wahrscheinlich auch nicht vor. Eine deutliche geographische Vikarianz zwischen Teilgruppen der Archischiza ist nicht zu erkennen.

Was diese anbelangt, so sind die Stylogastridae mit etwa 35 Arten in Amerika, vorwiegend Südamerika, und mit einer etwas geringeren Artenzahl in den Tropen der Alten Welt (13 Arten in Afrika einschließlich Madagaskar; 2 Arten in der orientalischen Region; 1 Art in Neuguinea) verbreitet. Dieses Verbreitungsbild muß nicht notwendigerweise auf eine Ausbreitung der Gruppe in sehr alter Zeit hinweisen. Entscheidend ist die Frage, ob die Stylogastridae in Südamerika der alttertiären (Edentatenschicht im Sinne von ARLDT) oder der jüngeren (Felidenschicht im Sinne von ARLDT) Faunenschicht angehören. Die nordamerikanische Art (*St. neglecta* Willist.) und auch die mittelamerikanischen Arten könnten wohl Relikte sein, die in den Gebieten seßhaft geblieben sind, aus dem die ganze Gruppe nach Südamerika vorgedrungen ist. Wenn sie aber Rückwanderer sein sollten, die erst im Jungtertiär nach Norden gekommen sind, würde sich die Folgerung schwerlich vermeiden lassen, daß die Stylogastridae in Südamerika zur alttertiären Faunenschicht gehören. Da wir nach dem Funde von *Palaeomyopa*, der wahrscheinlich doch dem oberen Eocän (?) angehört, annehmen müssen, daß mindestens zu dieser Zeit die Stylogastridae als selbständige Gruppe bereits bestanden haben, ist das nicht unmöglich. Die Frage ist offen. Sie müßte sich aber durch eine sorgfältige vergleichende Untersuchung der rezenten Stylogastridae beantworten lassen.

Die Myopinae zeigen ein Verbreitungsbild, aus dem man kaum auf ihr Alter schließen kann. Die nicht sehr zahlreichen neotropischen Arten bilden keine geschlossene Verwandtschaftsgruppe. Sie sind offensichtlich Abkömmlinge mehrerer verschiedener Artengruppen der Nordkontinente und könnten daher in Südamerika recht gut der jungtertiären Faunenschicht angehören. Aus Australien (Victoria) ist bisher nur 1 Art der Gattung *Myopa* bekannt.

Interessanter sind die Conopinae. Die Beurteilung der südamerikanischen Arten kann zwar nicht anders ausfallen als bei den Myopinae, obwohl sie zahlreicher sind (75 Arten). In Australien aber sind die Conopinae mit mehreren endemischen

Gattungen vertreten. Mindestens einige von diesen *(Heteroconops, Delkeskampomyia, ? Smartiomyia)* scheinen eine engere Verwandtschaftsgruppe zu bilden. Leider geht aus KRÖBER's Beschreibungen (1939/40) nicht hervor, welcher Art die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen (nicht in Australien vorkommenden) Gattungen der Unterfamilie sind. Interessant ist aber seine Angabe, daß die Fauna Australiens „mit der orientalischen kaum Berührungspunkte aufweist" (1939, p. 594). Das, die Verbreitung einiger Arten in Westaustralien und Tasmanien sowie die Tatsache, daß einige der australischen Arten mindestens im Besitz von 3 Ozellen, vielleicht auch in der Kürze des Rüssels, ursprüngliche Züge aufweisen, sprechen nicht dafür, daß diese Arten der jung- bis posttertiären Faunenschicht angehören. Es wäre dringend wichtig, diese Frage genauer zu untersuchen.

MALLOCH (in AUBERTIN & MALLOCH 1933) hat eine Art aus Chile *(atratulus)* in die Gattung *Microconops* gestellt, die im übrigen mit 7 Arten in Australien (auch Westaustralien und Tasmanien) verbreitet ist (siehe KRÖBER 1940). Das könnte für die Bestimmung des Alters der Conopinae höchst wichtig sein. Aber gesichert ist die Zugehörigkeit der chilenischen Art zu der australischen Gattung *Microconops* noch nicht.

Alles in allem vermittelt die Analyse des Verbreitungsbildes aber doch den Eindruck, daß wohl nicht alle rezenten Artengruppen der Conopinae erst seit der Bernsteinzeit entstanden sind. Wir müssen daher die Frage stellen, ob wir nicht, nach dem Prinzip der wechselseitigen Erhellung, daraufhin unsere Annahme von der Zugehörigkeit der Gattung *Palaeomyopa* zur S t a m m gruppe der Conopidae revidieren müssen.

An der Tatsache, daß *Palaeomyopa* in mehreren Merkmalen ursprünglicher ist als alle rezenten Conopidae (sowohl Conopinae wie Myopinae), ändert sich freilich nichts. Aber daraus folgt nur (Abb. 23), daß *Palaeomyopa* sowohl in die Stammgruppe der Conopidae (Abb. 23 B, C) wie auch in die der Conopinae (Abb. 23 D, E) oder der Myopinae (Abb. 23 A) gehören könnte. Keine der bekannten Tatsachen, auch wenn sie uns zu der Ansicht zwingen sollten, daß die Conopinae und Myopinae bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, kann eine der 3 Möglichkeiten wahrscheinlicher machen als die anderen. Da aber, wenn die Zuordnung einiger der australischen Conopinae zur alttertiären Faunenschicht (Marsupialier-Schicht im Sinne von ARLDT) sich als richtig erweisen sollte, zwingend gefolgert werden müßte, daß die entscheidenden Merkmale der Conopinae (Reduktion der Fühlerborste zu einem „Endgriffel" des 3. Fühlergliedes; Flügelgeäder) bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, wird man der Meinung zuneigen, daß *Palaeomyopa* eher in die Stammgruppe der Myopinae als in die der Conopinae gehören dürfte. Da insbesondere die Möglichkeit besteht, daß einige der abgeleiteten Merkmale, in denen Conopinae und Myopinae übereinstimmen und die bei *Palaeomyopa* noch nicht vorhanden sind (Verlängerung des Rüssels, Reduktion der Fühlerborste, Fühlergruben), durch Konvergenz entstanden sind, steht dieser Deutung nichts entgegen. Ich erwähne diese zur Zeit nicht begründbare und nach dem Bau des Abdomens vielleicht sogar unwahrscheinliche Annahme nur deshalb, weil eine genauere Untersuchung der Myopinae später vielleicht abgeleitete Merkmale zutage fördern könnte, die auch bei *Palaeomyopa* vorhanden sind. Man sollte darauf besonders achten. Im übrigen ist daran zu erinnern (siehe oben), daß auch die Zugehörigkeit von *Palaeomyopa* zur Stammgruppe der Conopidae durchaus mit einem höheren Alter des Schwestergruppenverhältnisses Myopinae/Conopinae verträglich ist (Abb. 23 D, E).

Unsere Annahme, daß die Conopidae und Stylogastridae zusammen nur einem Teilzweig der Muscaria entsprechen, obwohl Archischiza und Muscaria Schwestergruppen

---

Abb. 23. Verschiedene Möglichkeiten der Stellung von *Palaeomyopa* im System der Archischiza. *Palaeomyopa* ist hier in die „Schemata zur Bewertung der Fossilien" (HENNIG 1954, Beitr. Ent. 4, Fig. 269 D, Fig. 270, 271) eingetragen entsprechend den Möglichkeiten, die sich aus der Deutung ihrer Merkmale ergeben. Vergleiche dazu den Text oben.

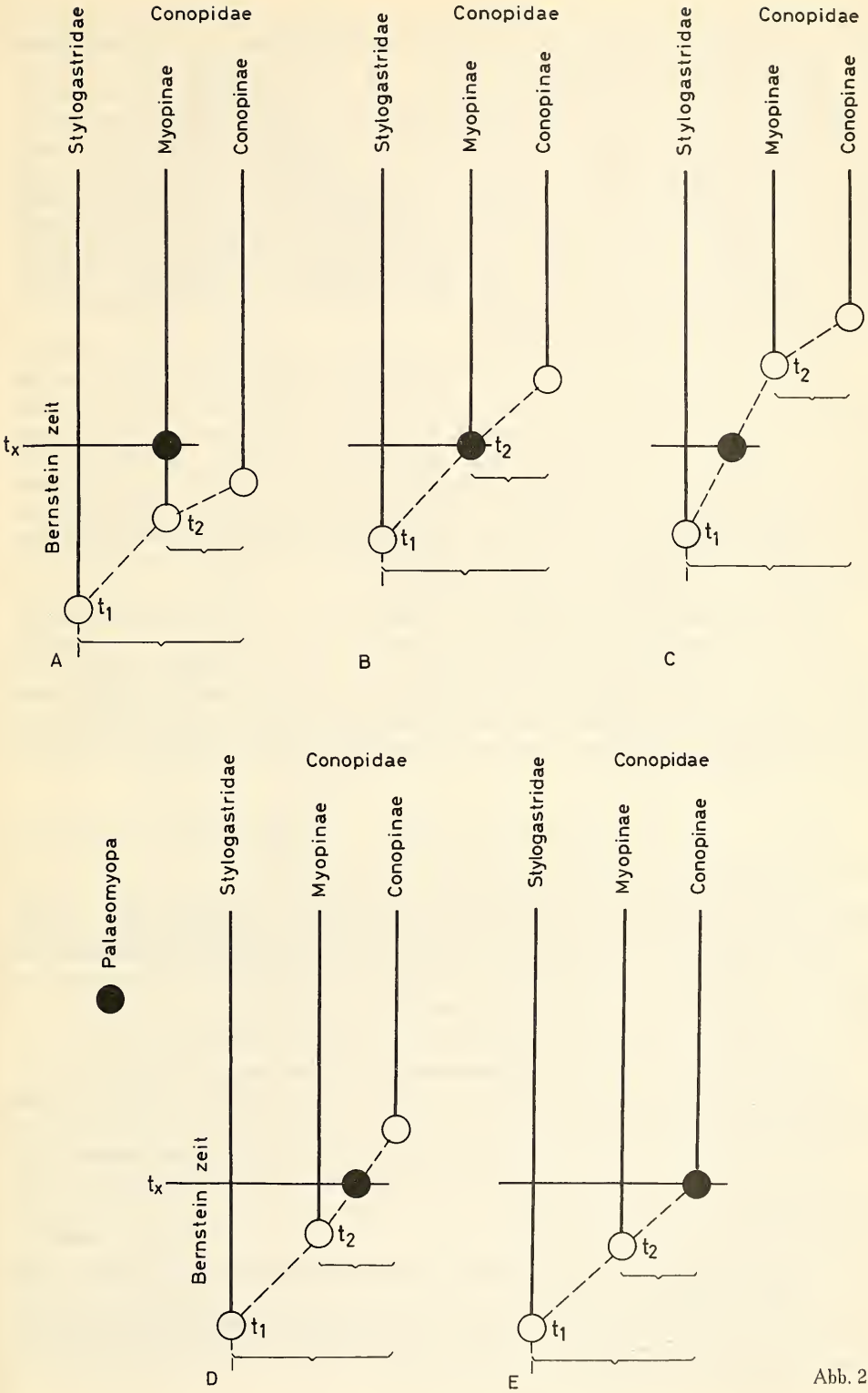
Stylogastridae
Conopidae
Myopinae
Conopinae
Bernstein zeit
t_x
t_1
t_2
A
B
C
D
E
Palaeomyopa

Abb. 23

sind, und unsere daraus folgende Erklärung des so verschieden großen Artenbestandes der beiden Gruppen, wird von der Überlegung, daß Myopinae und Conopinae bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sein könnten, nur wenig beeinflußt. Auch die Teilgruppen, die wir zur Zeit bei den Muscaria als Familien oder Familiengruppen bezeichnen, sind etwas verschieden alt. Beispielsweise dürfte die „Familie" Sciomyzidae", was ihr Alter anbelangt, nicht einer Familie der Nothyboidea, sondern eher dieser ganzen „Superfamilie" entsprechen. Aus der Analyse des Verbreitungsbildes ergibt sich vielleicht, daß die rezenten Archischiza zusammengenommen eher einer der älteren als einer der jüngeren „Familien", etwa der Acalyptratae, entsprechen. In Anbetracht dieser noch bestehenden Ungenauigkeiten und Unklarheiten läßt es sich daher durchaus vertreten, wenn wir mit Rohdendorf die Stylogastridae und Conopidae als Familien bezeichnet haben und wenn wir die Teilgruppen der Conopidae (Myopinae und Conopinae) als Unterfamilien ansehen.

Wenn die aus der Analyse des Verbreitungsbildes gezogene Folgerung, daß die Conopinae und Myopinae (ebenso wie natürlich die Stylogastridae) bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, sich als richtig erweisen sollte, dann würde sich, selbst wenn wir unsere unvollständige Kenntnis des rezenten Artenbestandes in Rechnung stellen, ergeben, daß die Zahl der Arten, die bei den Archischiza aus einer Art der Bernsteinzeit maximal entstanden sein können, keineswegs so groß ist wie wahrscheinlich bei den besonders „erfolgreichen" Teilgruppen der Muscaria. Die Stylogastridae und Conopidae gleichen in dieser Beziehung wahrscheinlich eher den durchschnittlichen Acalyptraten-Familien gleichen Alters. Als erfolgreichste Teilgruppe der Archischiza müssen wohl die Conopinae angesehen werden.

Zur Rechtfertigung der vorstehenden Überlegungen, die etwas langatmig erscheinen mögen, sei gesagt, daß sie nicht nötig gewesen wären, wenn wir mehr über die rezenten Arten und über das phylogenetische System der Archischiza wüßten. Da es aber so viele offene Fragen gibt und Fragen nur beantwortet werden können, wenn sie einmal gestellt sind, schien eine besonders umsichtige und umständliche Erörterung aller Probleme, die durch den Fund von *Palaeomyopa* gestellt werden, gerechtfertigt und notwendig.

Gattung *Palaeomyopa* Meunier

1899 Meunier, Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 146 (Species typica: *Palaeomyopa tertiaria* Meunier 1912 = *Palaeomyopa* spec. Meunier 1899).

Synonym: *Palaeosicus* Meunier (1916, Tijdschr. Ent. 59, p. 280; Species typica: *Palaeosicus loewi* Meunier 1916 = *Palaeomyopa tertiaria* Meunier 1912).

Der Gattungsname *Palaeosicus* ist bisher, auch im Nomenclator Zoologicus von Neave, übersehen worden. Die Annahme, daß *Palaeosicus* nicht von *Palaeomyopa* verschieden ist, beruht auf den nachstehend angeführten Gründen.

Palaeomyopa tertiaria Meunier (Abb. 1, 15, 20, 24—27).

1950 Loew, Programm Realschule Meseritz, p. 43: gen. spec.

1899 Meunier, Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 145—146, Abb. auf p. 145: Habitus, Fühler: *Palaeomyopa* spec.

1912 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, p. 177: *Palaeomyopa tertiaria.*

Synonym (nov. syn.): *Palaeosicus loewi* Meunier (1916, Tijdschr. Ent. 59, p. 280, Abb. 8, 9: Flügel, Fühler).

Vorliegendes Material:

1 ♀ ohne Nummer: Bernsteinsammlung der Universität Königsberg, Holotypus von *Palaesicus loewi* Meunier.

1 ♀ Nr. In. 22212, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London: „Dr. H. Loew Coll., Purch'd. F.A.B. Lord, July 1922" und handschriftlich (Loew?): „Myopar. od. Rhophalom".

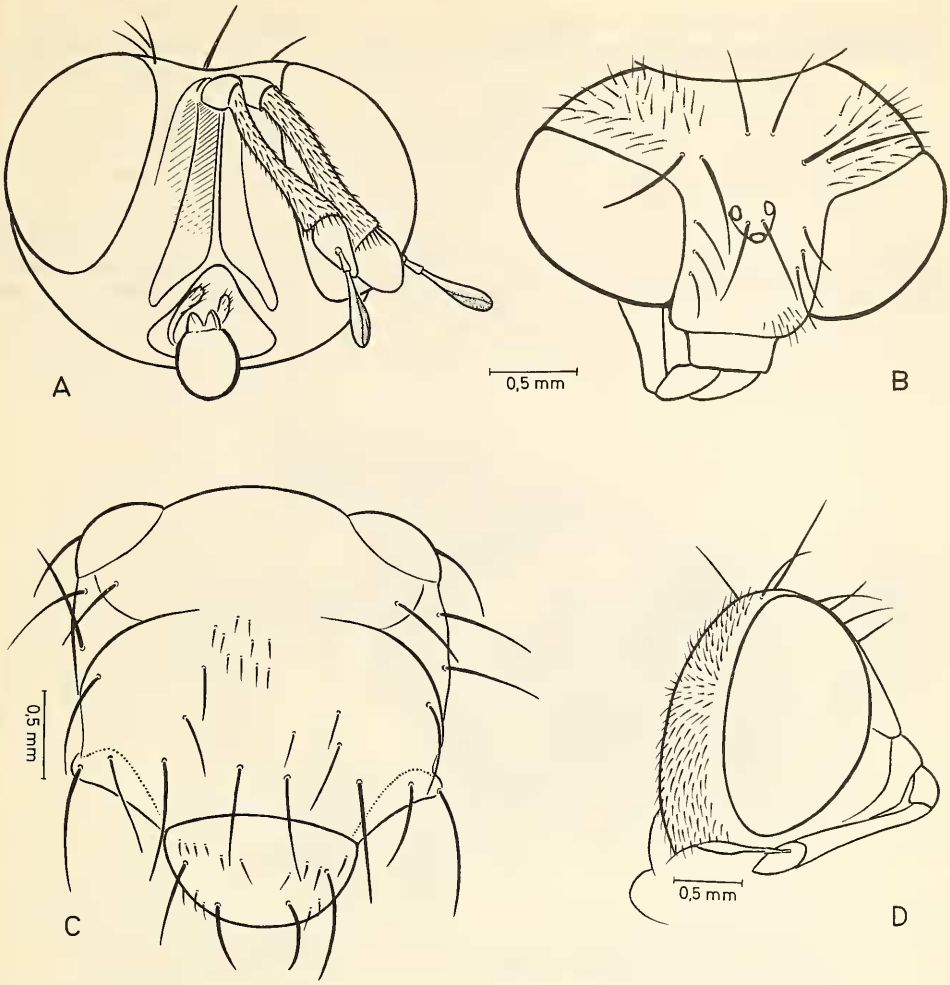

Abb. 24. Kopf und Thorax von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier. In Teilabbildung A und C ist das Exemplar Nr. In. 22212, in Teilabbildung B und D das Exemplar Nr. In. 22206 dargestellt. Beide im British Museum. In Teilabbildung A ist der Rüssel nach dem Exemplar Nr. In. 22212 ergänzt.

1 ? (beschädigt) Nr. In. 22206 in derselben Sammlung und mit denselben Angaben über die Herkunft; dazu handschriftlich (Loew?): „Acalypt. Ortalidae".

Die Herkunftsangaben der beiden Exemplare im British Museum machen es wahrscheinlich, daß wenigstens eines von ihnen der Angabe Loew's (1850) über das Vorkommen von Conopidae im Bernstein zugrunde lag. Da Loew keine Art beschrieben oder benannt hat, ist das aber unerheblich. Beide Exemplare stimmen mit dem Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier genau überein. Die einzigen Unterschiede, die ich finden kann, bestehen darin, daß bei den Londoner Exemplaren (soweit die Flügel erkennbar sind) die Mündungen von r_{4+5} und m etwas weniger weit getrennt sind und die hintere Querader (tp) etwas weniger schräg gestellt ist (Abb. 25) als beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* (Abb. 15). Das sind aber sehr geringfügige Unterschiede, die durchaus im Rahmen der individuellen Variabilität liegen können.

Meunier (1916) gibt als Unterschied zwischen „*Palaeosicus loewi*" und der früher von ihm beschriebenen „*Palaeomyopa tertiaria*" an, daß bei *Palaeomyopa* die „Hinter-

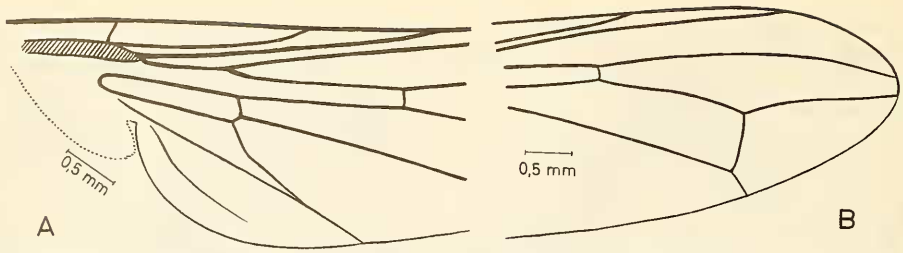

Abb. 25. Flügel von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier. Teilabbildung A nach dem Exemplar Nr. In. 22206, Teilabbildung B nach dem Exemplar Nr. In. 22212. Beide im British Museum. Vergleiche dazu auch Abb. 15.

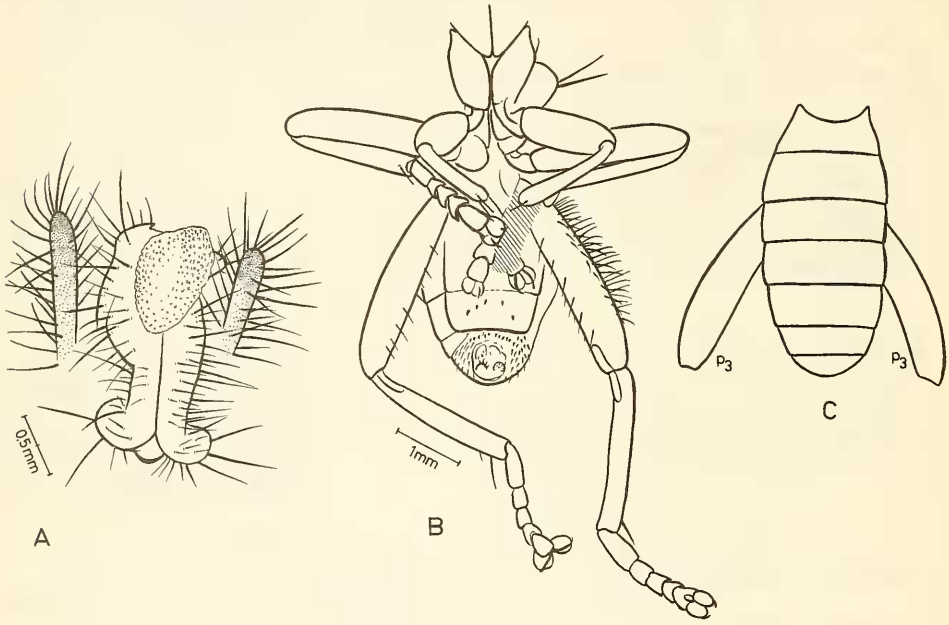

Abb. 26. Rüssel (A: Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), Abdomen und Beine von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (B von der Ventral-, C Dorsalseite). p_3 Hinterbeine. Beide Zeichnungen nach dem Exemplar Nr. 22212 (British Museum). Teilfigur A: Labellen und Palpen.

randzelle (Cubitalzelle)" deutlich gestielt, bei *Palaeosicus* aber offen sei. Außerdem soll nach seiner Angabe die Analzelle („Cellule anale") bei *Palaeosicus* nicht geschlossen und gestielt, sondern hinten nur verengt sein. Das letztere trifft nicht zu. Beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* (Abb. 15) ist die Analzelle genauso geschlossen und gestielt wie bei allen bekannten rezenten Conopidae. Meunier's Abbildung (1916, Fig. 8) ist ungenau. Die „Hinterrandzelle" ist im Gegensatz zu der Angabe von Meunier (1916) auch bei *Palaeomyopa* nach der Abbildung bei Meunier (1899) offen. Ich vermute, daß Meunier 1916 den Typus von *Palaeomyopa tertiaria* nicht mehr zur Verfügung hatte und daß er den Unterschied aus seinen alten Angaben von 1899 konstruiert hat. Dabei muß ihm eine Verwechslung von „Hinterrandzelle" und „Analzelle" unterlaufen sein. Auch 1916 gibt er einmal an „Cellule anale (cubitale Comstock and Needham)", wenige Zeilen später aber „Hinterrandzelle (Cubitalzelle)". Ich glaube daher nicht, daß *Palaeomyopa tertiaria* und *Palaeosicus loewi* verschiedene Arten sind.

Die wichtigsten Merkmale der 3 mir vorliegenden Exemplare sind bereits oben angegeben worden. Hier sei nur noch auf die Beborstung hingewiesen, die bisher noch nicht beschrieben wurde:

Auf der Stirn (Abb. 24 B) sind divergierende pvt, vte, vti, oc und jederseits 3 or vorhanden. Vibrissen fehlen wie bei allen rezenten Conopidae.

Auch die Beborstung des Thorax (Abb. 24 C) ist kräftig entwickelt. Es sind vorhanden: 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 3 dc, 1 prsc und 2 (Paar) sc. Von den 3 dc sind die beiden vorderen wesentlich schwächer und kürzer als die hinteren. Sie stehen bei dem Exemplar In. 22212 auf der rechten Körperseite weiter hinten als auf der linken. Vor den prsc steht auf der rechten Körperseite noch eine kürzere und schwächere Borste. Auf der linken Körperseite ist weder eine Borste noch die Narbe einer solchen zu erkennen. Beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* sind nur 2 dc erkennbar, aber der Thorax ist stark verschleiert. Propleura bei dem Exemplar In. 22206 mit mehreren

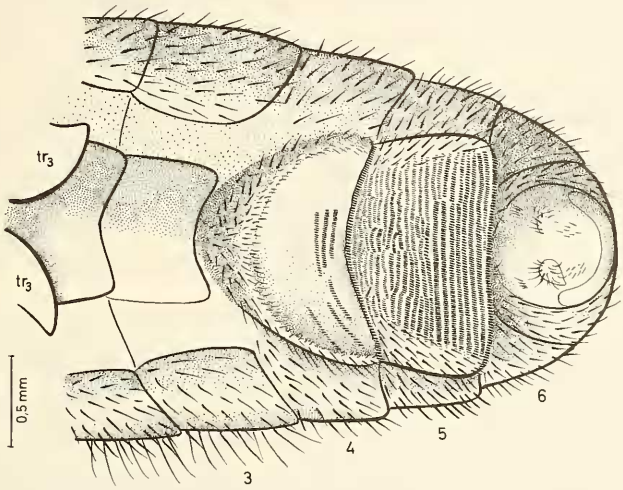

Abb. 27. Abdomen (♀) von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), Ventralseite. tr_3: Trochanteren der Hinterbeine. Vergleiche dazu auch Abb. 20.

kurzen Haarborsten wie bei rezenten Arten, bei den beiden anderen Exemplaren nicht deutlich zu erkennen. Meso- und Pteropleura nackt. Auf der Sternopleura sind bei dem Exemplar In. 22206 nur in der Nähe des Oberrandes 2 lange und kräftige Borsten zu erkennen. Bei den anderen beiden Exemplaren ist aber ganz deutlich, daß noch weitere, kürzere Haarborsten vorhanden sind. Flügelgeäder (Abb. 15, 25) wie oben beschrieben. Es sei aber noch besonders darauf hingewiesen, daß die Mündungen von r_{4+5} und m_1 ziemlich weit voneinander entfernt sind und daß cu_{1b} einen deutlichen, nach hinten gerichteten Knick besitzt.

Präapikalborsten sind an allen Schienen der kräftigen Beine vorhanden.

Körperlänge etwa 7,5 mm.

Wie oben auseinandergesetzt, muß *Palaeomyopa* nach ihren Merkmalen wahrscheinlich in die Stammgruppe der Conopidae gestellt werden. Nähere Verwandtschaft mit den Conopinae oder Myopinae läßt sich nicht nachweisen. Daß die Imagines von *Palaeomyopa*, wie alle rezenten Archischiza, Blütenbesucher waren, geht aus den Pollinien hervor, die Meunier am 2. Fühlerglied seines Exemplares gefunden und abgebildet hat. Sehr wahrscheinlich ist, daß die Larven Parasiten aculeater Hymenopteren waren.

Literaturverzeichnis

Aczél, M. L.: Catalogo de la familia „Conopidae" de la region neotropical. — Acta zool. Lilloana 9, p. 49—84, 1950.

Aubertin, D., & Malloch, J. R.: Conopidae. — Dipt. Patag. S. Chile 6, p. 171—175, 1933.

Enderlein, G.: 22. Ordnung: Zweiflügler, Diptera. — Tierwelt Mitteleuropas VI. Band, 2. Liefg., Insekten 3, p. XVI. 1—XVI. 259, 1936.

Frey, R.: Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipterengruppe. — Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 48, no. 3, 245 pp., 1921.

Handlirsch, A.: Kapitel 7. Palaeontologie in Chr. Schröder, Handbuch der Entomologie III., Jena 1920—1921 (Conopidae: p. 269, 1921).

Hendel, Fr.: Diptera = Fliegen in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie IV., 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, 1936/37.

Hennig, W.: Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. — Beitr. Ent. 8, p. 505—688, 1958.

— Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipterengruppe. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 145, p. 1—215, 1965.

Kröber, O.: 35. Conopidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region IV. 7 (Liefg. 3), Stuttgart 1925.

— Beiträge zur Kenntnis der Conopiden I—VI. — Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 4, p. 362—395, 454—468, 525—543, 594—607, 1939 und l. c. (11) 5, p. 203—245, 1940.

Lindner, E.: Ostafrikanische Omphralidae, Therevidae und Conopidae. — Jahreshefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg 110, p. 19—23, 1955.

Loew, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz, 44 pp., 1850.

Meijere, J. C. H. de: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopidae. — Tijdschr. Ent. 46, p. 144—225, 1904.

Meunier, F.: Sur les Conopaires de l'ambre tertiaire. — Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 145—146, 1899.

— Coup d'oeil rétrospectif sur les Diptères du succin de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36 (Mémoires), p. 160—186, 1912.

— Sur quelques diptères (Bombylidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) de l'ambre de la Baltique. — Tijdschr. Ent. 59, p. 274—286, 1916.

Rohdendorf, B. B.: Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleontolog. Instituta 100, p. 1—311, Moskau 1964.

Scudder, S. H.: The Tertiary Insects of North America. — Rep. U. S. Geol. Surv. XIII, 734 pp., 1890.

Séguy, E.: Ordre des Diptères in P.-P. Grassé, Traité de Zoologie X. 1, p. 449—744, 1951.

Streiff, R. N.: Über das unpaare Organ der Dipterenfamilie der Conopidae. Eine anatomisch-physiologische Untersuchung über das Abdomen dieser Familie. — Zeitschr. wiss. Zool. 84, p. 139 bis 203, 1906.

Stuckenberg, B. R.: A study on the biology of the genus *Stylogaster*, with the description of a new species from Madagascar. — Rev. Zool. Bot. Afr. 68, p. 251—275, 1963.

Zimina, L. V.: New Data on the Conopidae System exemplified by the representatives of the USSR Fauna. — Zool. Journ. (Akad. Nauk SSSR) 39, p. 723—733, 1960.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3